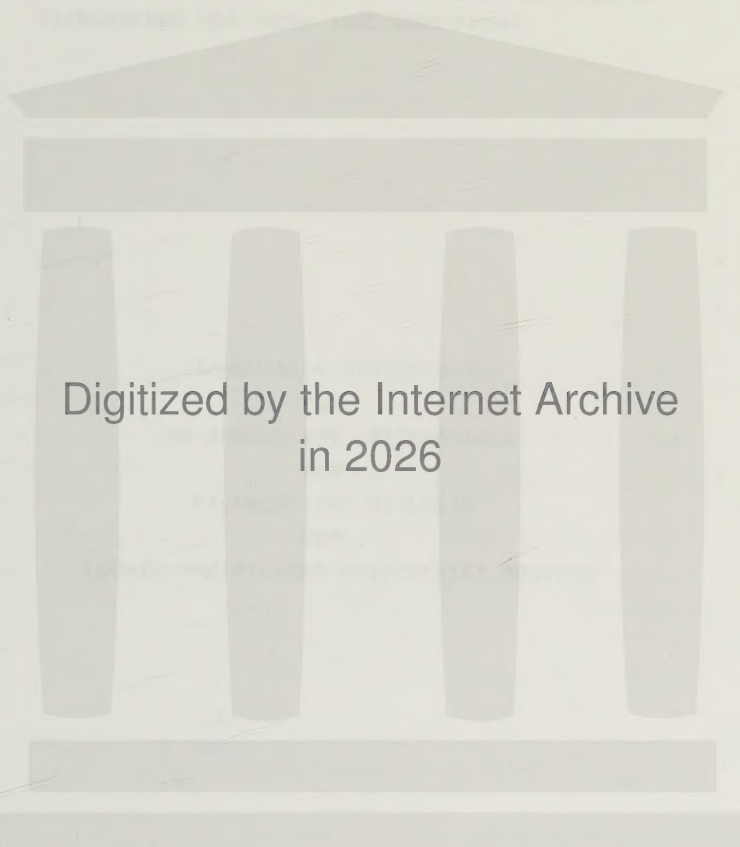


QUANTITATIVE UNTERSUCHUNGEN ZUM
STREUUMSATZ IN EINEM
BERGREGENWALD GUATEMALAS, C. A.,
MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG
DER DARAN BETEILIGTEN TIERGRUPPEN
DER MESO - UND MAKROFAUNA

Gerda Kramer

1978



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549025_0037

QUANTITATIVE UNTERSUCHUNGEN ZUM STREUUMSATZ IN
EINEM BERGREGENWALD GUATEMALAS, C. A., MIT BE-
SONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER DARAN BETEILIGTEN
TIERGRUPPEN DER MESO- UND MAKROFAUNA

INAUGURAL - DISSERTATION
ZUR
ERLANGUNG DES DOKTORGRADES
DES
FACHBEREICHES BIOLOGIE
DER
LUDWIG-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT MÜNCHEN



VORGELEGT
VON
GERDA KRAMER
AUS
MÜNCHEN

1978

1. Berichterstatter: Prof. Dr. Jacobs

2. Berichterstatter: Prof. Dr. Bohn

Tag der mündlichen Prüfung: 21. Juli 1978



Danksagung

Die vorliegende Arbeit ist Teil eines Forschungsvorhabens "Ökologische Untersuchungen in tropischen Wäldern", das von der Stiftung Volkswagenwerk finanziert wurde. Ein Teil der verwendeten Laborgeräte waren Leihgaben der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Herrn Prof. Dr. Jürgen Jacobs möchte ich für sein ständiges Interesse an dieser Arbeit und für seinen Rat herzlich danken, ebenso dem Leiter des Forschungsvorhabens, Herrn Dr. Peter Kunkel, für seine Unterstützung.

Großen Dank bin ich ferner schuldig dem Direktor des Instituto Nacional Forestal von Guatemala, Herrn Ing. Francisco Billeb Vela, und Herrn Prof. Dr. Peter Kuenzer vom II. Zoologischen Institut der Universität Göttingen, für ihren unentbehrlichen administrativen Beistand.

Ebenso dankbar bin ich Herrn Dr. William A. Shear für die Bestimmung der neuen Diplopodenart, Herrn Dr. Johannes Bauchhenß für seine geduldige Hilfe bei der Klassifizierung von Collembolen und Milben, Herrn Dr. Helmut Klein für seine Beratung in statistischen Fragen und Frau Dr. Anita Hoffmann-Sandoval für ihre vielseitige Hilfe während meines Aufenthaltes am Zoologischen Institut der Universität von Mexico-Stadt.

Mein besonderer Dank aber gilt Herrn Estéban Fernandez Tiul, meinem indianischen Helfer. Ohne seine gute Kenntnis des Waldes und ohne seine unermüdliche Hilfe in Labor und Wald, wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen.

I N H A L T

- A Gemeinsame Einleitung
- B Teil I Zerfallsgeschwindigkeit von Feinstreu, Laub und Humus in einem tropischen Bergregenwald in Guatemala C. A.
- C Teil II Quantitative Untersuchungen der Meso- und Makrofauna des Bodens eines tropischen Bergregenwaldes in Guatemala, C. A., und ihres Anteiles an der Zerkleinerung der Feinstreu

GEMEINSAME EINLEITUNG

Einer der wichtigsten Faktoren für den Fortbestand eines Waldes ist die Wiederaufnahme der Nährstoffe aus totem pflanzlichem Material, das als Streu den Waldboden bedeckt.

Je näher am Äquator ein Wald liegt, desto rascher verläuft im allgemeinen die Zersetzung der Streu und desto schneller werden die Stoffe wieder in den Kreislauf aufgenommen. Untersuchungen zum Streuumsatz in tropischen Wäldern sind, verglichen mit denen in gemäßigten Breiten, immer noch nicht sehr zahlreich und an geographisch weit voneinander isolierten Stellen gemacht worden. Noch seltener wurden bei diesen Untersuchungen die Zerfallsgeschwindigkeit der Streu und die daran beteiligten Organismengruppen gemeinsam bearbeitet.

Die vorliegende Arbeit erweitert das Netz der bisher untersuchten Standorte im Gebiet tropischer Wälder; sie bringt Untersuchungen des Streuumsatzes in einem tropischen Bergregenwald in Guatemala C. A.

Der Wald liegt im NO Guatemalas, die geographischen Koordinaten sind $15^{\circ} 27' N$ und $90^{\circ} 30' W$, das untersuchte Gebiet liegt auf einer Höhe von 700 - 1000 m NN. Durch seine geographische Lage und sein dadurch bedingtes Klima nimmt dieser Bergregenwald eine interessante Zwischenstellung zwischen tropischen Tieflandwäldern und subtropischen Wäldern bzw. tropischen Bergwäldern ein und es war zu erwarten, daß sich auch in der Art und Geschwindigkeit des Streuumsatzes Abweichungen von den anderen Wäldern zeigen würden.

Um ein möglichst umfassendes Bild des Streuumsatzes im Bergregenwald von Seacté zu gewinnen, wurde neben der Bestimmung der Zerfallszeit der Streu auch eine quantitative Untersuchung der daran beteiligten Streufresser durchgeführt.

Teil I der Dissertation bringt Untersuchungen zur Bestimmung der Zerfallszeiten von Streu, Falllaub und Humus und von zwei in diesem Wald häufigen Laubarten. Es wurden dabei verschiedene Methoden angewandt und miteinander verglichen.

In Teil II der Dissertation werden die einzelnen Tiergruppen der Meso- und Makrofauna (d. h. aller Bodentiere von 0,2 mm bis 15 cm), ihre Populationsdichte im Jahresverlauf und ihre Biomasse besprochen. Außerdem wurde für jede Tiergruppe die pro Jahr verbrauchte Nahrungsmenge abgeschätzt, die Tiere in Nahrungsgruppen eingeteilt und an Hand der von den Streufressern verbrauchten Nahrung der Anteil der Bodenfauna am Streuumsatz abgeschätzt.

TEIL I

ZERFALLSGESCHWINDIGKEIT VON FEINSTREU,
LAUB UND HUMUS IN EINEM TROPISCHEN BERG-
REGENWALD IN GUATEMALA, C. A.

INHALTSVERZEICHNIS

=====

	Seite
1	1
2	3
2.1	3
2.1.1	3
2.1.2	3
2.2	4
2.3	5
2.4	5
2.4.1	7
2.4.2	7
2.4.3	8
2.5	8
2.6	9
2.6.1	9
2.6.2	10
2.6.3	11
2.7	11
2.7.1	12
2.7.2	12
2.7.3	13
3	14
3.1	14
3.2	16
3.3	16
3.3.1	19
3.3.2	19

	Seite
3.4	Zerfallsraten und Zerfallszeiten der Bodenschichten 21
3.5	Herbivorenfraß am lebenden Blatt 24
3.6	Zerfall von Quercus- und Guatteriablättern 24
3.6.1	Vergleichende Messungen und Analysen der beiden Blattarten 24
3.6.2	Zerfallszeiten von Quercus- und Guatteria- blättern 25
4	DISKUSSION 36
4.1	Vergleich der Zerfallszeiten der verschie- denen Bodenschichten 36
4.1.1	Zerfallszeiten der Streuschichten 36
4.1.2	Zerfallszeiten des Laubanteiles der Streu- schichten 37
4.1.3	Zerfallszeit der gesamten organischen Boden- auflage 38
4.2	Vergleich von Ganz- und Halblaubschicht 38
4.2.1	Die Ganzlaubschicht 38
4.2.2	Die Halblaubschicht 41
4.3	Vergleich der Quercus- und Guatteriablätter und ihrer Zerfallszeiten 43
4.4	Vergleich der verschiedenen Markierungs- methoden 44
4.5	Vergleich der nach den verschiedenen Metho- den ermittelten Zerfallszeiten 45
4.6	Vergleich der Zerfallszeiten mit denen anderer tropischer Wälder 46
5	ZUSAMMENFASSUNG 51
5	SUMMARY 54
6	VERWENDETE LITERATUR 57

EINLEITUNG

In Wäldern wird 88 - 99 % der Energie, die von Pflanzen als organische Substanz aufgebaut wird, nicht von Herbivoren gefressen, sondern fällt zu Boden und wird zersetzt (Wiegert, Coleman, Odum, 1970). Dieses abgestorbene Pflanzenmaterial dient als Energiequelle für die am Boden lebenden Organismen, die es zu Humus umsetzen und dadurch wieder für Pflanzen verfügbar machen.

Seitdem man erkannt hat, daß nahezu die gesamte von den Pflanzen produzierte Energie erst als totes Material am Boden in die Nahrungskette gelangt, haben Arbeiten, die zu einem Verständnis der Umsetzungsvorgänge am Boden führen, an Bedeutung gewonnen (Macfadyen, 1963; Witkamp, 1963, 1966 a und b; Harley, 1971, u.v.a.), vor allem auch Untersuchungen der Zerfallsgeschwindigkeit organischen Materials (Jenny, 1949; Nye, 1961; Witkamp and Olson, 1963; etc.); denn je schneller diese Umsetzung vonstatten geht, desto rascher werden die gebundenen Elemente und Nährstoffe wieder dem Stoffkreislauf zugeführt.

Sieht man von unterirdischen Pflanzenteilen ab, so sind zwei unterschiedliche Fraktionen pflanzlichen Materials für die Zersetzung wichtig:

- große Holzteile wie Baumstämme und Äste; sie machen ca. 30 % aus (Bray and Gorham, 1964) und
- die Feinstreu, die 70 % des gesamten Materials ausmacht (Bray and Gorham, 1964). Die Streu bildet eine mehr oder weniger dicke Schicht auf dem Waldboden, 60 - 76 % davon sind Blätter (Bray and Gorham, 1964), der Rest kleine Holzteile, Früchte, Blüten, Rinden etc.

Die Feinstreuschicht ist relativ gleichmäßig verteilt, zerfällt um vieles rascher als Holzstämme und macht den größten Anteil an organischem Detritus aus. Die weitaus meisten Untersuchungen befassen sich daher mit dem Zerfall der Streu oder des Laubanteiles an der Streu.

Diese Arbeit bringt Messungen der Zerfallszeit von Streu, Laub und Humus in einem primären tropischen Bergregenwald im NO Guatemalas. Außerdem wurden der Herbivorenfraß an frisch gefallen Blättern und der Streu- und Laubbestand am Waldboden bestimmt. Die Untersuchungen wurden vom Januar 1975 bis Juli 1976 durchgeführt.

2 MATERIAL UND METHODEN

2.1 Das Arbeitsgebiet

2.1.1 Geographische Beschreibung

Der Primärwald liegt im NO Guatemalas, am Nordrand der zentralen Gebirgskette des Landes, die es von O nach W durchzieht. Die geographischen Koordinaten sind $15^{\circ} 27' N$ und $90^{\circ} 30' W$. Die untersuchten Waldflächen auf der Plantage Seacté liegen auf einer Höhe von 700 bis 1 000 m NN und gehören zu einem ziemlich zusammenhängenden, ungefähr 70 km^2 umfassenden Primärwaldblock, nordwestlich der Stadt Cobán, der teilweise bis zu 2 000 m ansteigt. Die Finca Seacté, auf deren Gebiet die Untersuchungen durchgeführt wurden, liegt zwischen Cobán (1 317 m NN) und Cubilguitz (400 m NN) und ist von beiden Orten ca. 20 km entfernt.

Wie im größten Teil Nordostguatemalas so liegt auch unter dem Untersuchungsgebiet eine mächtige Kalkschicht und das Gebiet weist entsprechende Karstmerkmale auf wie großenteils unterirdische Wasserläufe, Grotten und zahlreiche Dolinen. Das Relief ist sehr hügelig mit Hangneigungswinkeln zwischen 20 und 40° . Abgesehen von unbedeckten Kalkfelsen, die aus dem Boden ragen, liegt über dem Gestein eine gelbe, 0 - 4 m mächtige Lehm- schicht, die von einer dünnen, 1 - 3 cm starken Humus- schicht bedeckt wird. Darüber befindet sich, je nach Jahreszeit, eine mehr oder weniger dicke Streuschicht.

2.1.2 Die Vegetation

Nach der Klassifikation von Knapp (1965) handelt es sich um einen Bergwald mit Eichen der Tierra templada. Nach Holdridge et al. (1971) ist der Wald als Übergang

von tropischen zu subtropischen und von Regen- zu Feuchtwald zu kennzeichnen.

Eine ausführliche Vegetationszusammenstellung, der die folgenden Angaben entnommen sind, findet sich bei Kunkel-Westphal und Kunkel (im Druck).

Die Zahl der Baumarten im unmittelbaren Untersuchungsgebiet, das ca. 1 Quadratkilometer umfaßte, beträgt mindestens 150 Arten. In den von Kunkel-Westphal und Kunkel (im Druck) genauer untersuchten Probestellen stellen die sieben folgenden Arten, aufgeführt in der Reihenfolge ihrer Häufigkeit, 40 % des Bestandes:

- 1) *Vochysia guatemalensis* (Vochysiaceae)
- 2) *Swartzia spec.* (Leguminosae)
- 3) *Guatteria grandiflora* (Annonaceae)
- 4) *Lonchocarpus rugosus* (Leguminosae)
- 5) *Pterocarpus hayesii* (Leguminosae)
- 6) *Hasseltia spec.* (Flacourtiaceae)
- 7) *Quercus (skinneri-Gruppe)* (Fagaceae)

Weitere wichtige Familien, die mit mehreren Baumarten vertreten sind, sind Lauraceen, Sapotaceen, weitere Flacourtiaceen, Rubiaceen, Guttiferen und Myrsinaceen.

Die Bäume von einem Brusthöhendurchmesser (dbh.)

> 10 cm lassen sich in folgende Höhenstufen gliedern:

11 - 20 m	55 %	aller Bäume
21 - 30 m	30 %	" "
31 - 40 m	15 %	" "

Höhere Bäume bis zu 60 m sind selten. Eine deutlich ausgeprägte Gliederung in Stockwerke besteht nicht.

2.2

Klimadaten

Die Klimadaten stammen aus den Wetterstationen Cobán und Cubilguitz, zwischen denen Seacté liegt. (siehe 2.1.1).

Außerdem wurden eigene Messungen durchgeführt.

Lufttemperatur:

In Seacté wurde die mittlere Tagestemperatur gemessen. Ebenfalls die mittlere Temperatur und die Temperaturdifferenzen zwischen Tagesmaxima und -minima stammen von der meteorologischen Station in Cobán.

In Cubilquitz werden keine Temperaturmessungen durchgeführt.

Relative Luftfeuchtigkeit:

Die Werte in Seacté wurden mit einem Schreiberhygrometer aufgezeichnet. Der Hygrometer stand in einem Wetterhäuschen, 50 cm über dem Boden im Primärwald.

Außerdem liegen Messungen aus Cobán vor, nicht aber aus Cubilquitz.

Niederschlagsmenge und Anzahl der Regentage pro Monat:

Die Werte sind Mittelwerte aus den Messungen der Stationen Cobán und Cubilquitz; eigene Messungen liegen nicht vor.

2.3 Bestimmung des Laub- und Streufalles

Die Werte wurden mir freundlicherweise von Kunkel-Westphal und Kunkel (im Druck) zur Verfügung gestellt.

2.4 Bestimmung des Bestandes auf dem Waldboden

Gemessen wurde sowohl das Gewicht der einzelnen Schichten als auch der Laubanteil an den beiden Streuschichten.

Für diese Messungen wurde das am Boden aufliegende Material in folgende Schichten unterteilt:

a) Ganzlaubschicht:

Locker obenauf liegende Streuschicht. In dieser Schicht liegen zusammen mit anderen Streubestandteilen die frisch gefallenen unzersetzten Blätter. Die gesamte Schicht wird im Folgenden als Ganzlaubschicht bezeichnet, das in ihr enthaltene Laub als Ganzlaub.

b) Halblaubschicht:

Streuschicht, die unter der Ganzlaubschicht liegt. In dieser Schicht bestehen die Blätter meist nur noch aus Bruchstücken, die einzelnen Partikel sind miteinander verklebt, durchweicht und von Pilzen und Wurzeln durchwachsen.

c) Humusschicht:

Die Humusform ist Rohhumus (Brauns, 1968).

Die Grenzen zwischen den einzelnen Bodenschichten sind relativ gut sichtbar. Die Schichten wurden bei der Probennahme nach folgenden Gesichtspunkten getrennt (siehe auch 3.3.2):

Ganzlaubschicht: locker aufliegendes Streumaterial mit ganzen Blättern oder großen Blattbruchstücken.

Halblaubschicht: aus Lamellen miteinander verklebter Blattbruchstücke und anderer Streubestandteile bestehende Schicht.

Humusschicht: Schicht aus krümeligem organischem Material.

2.4.1 Bestimmung des Streu- und Humusbestandes auf dem Waldboden

Von Januar 1975 bis Januar 1976 wurden jeden Monat von jeder Schicht 4 - 5 Proben mit einem kreisförmigen Stecher entnommen. Die von den Stechern umfaßte Fläche betrug bei den Proben der Ganz- und Halblaubschicht 500 cm^2 , bei den dichteren Humusproben 100 cm^2 . Die Proben wurden in Plastiktüten ins Labor gebracht, dort mehrere Tage bis zur Gewichtskonstanz bei 80°C getrocknet und dann gewogen.

Wurzeln wurden vor den Wägungen aus allen Schichten entfernt.

Für den Jahresdurchschnitt des Bestandwertes wurden die Werte jeder Schicht von Januar bis Dezember gemittelt.

2.4.2 Bestimmung des Gewichtsanteils und der Partikelgröße von Ganz- und Halblaub in den jeweiligen Streuschichten

Von April 1975 bis März 1976 wurden insgesamt neunmal je zwei Proben der Ganz- und Halblaubschichten mit einem Stecher von 2000 cm^2 Innenfläche genommen. Von diesen Proben wurden alle Blätter und Blatteile ausgesondert, gezählt und, wie unter 2.6.2 beschrieben, die Fläche gemessen, um die mittlere Fläche der Blätter bzw. Blattbruchstücke von Ganz- und Halblaubschicht zu bestimmen.

Von August 1975 bis Januar 1976 wurden die Blätter danach ins Labor gebracht, dort getrocknet und gewogen, um den Laubanteil der Ganz- und Halblaubschicht zu ermitteln.

2.4.3 Berechnung der Zerfallsrate der einzelnen Bodenschichten

Für die Berechnung wurde die Formel von Nye (1961) verwendet; sie lautet:

$$Z = \frac{\text{Input} \times 100}{\text{Bestand}} \quad (\text{Jahr}^{-1})$$

Dabei ist:

Z = jährliche Zerfallsrate (%)

Input = jährlicher Laub- bzw. Streufall ($g/m^2 \times \text{Jahr}$)

Bestand = Laub- bzw. Streuschicht am Boden (g/m^2)

Als Bestandeswerte wurden die Mittelwerte jeder Schicht aus dem Jahr 1975 verwendet (siehe Tabelle 2). Nur der Mittelwert der Humusschicht wurde von Februar 1975 bis inclusive Januar 1976 berechnet, da für Januar 1975 keine Wägungen vorliegen. Die Inputwerte siehe Abschnitt 3.2.

2.5 Messung des Herbivorenfraßes an Blättern

Die Messung des Herbivorenfraßes wurde an den Blättern zweier häufiger Baumarten, *Guatteria grandiflora* und *Quercus spec.*, vorgenommen (siehe dazu 2.6.1).

Zur Messung wurden insgesamt 90 Blätter spätestens 6 Stunden nach dem Fall aus eigens dafür aufgestellten Laubsammelkästen auf weißes Papier gelegt, die Umrisse zu vollständigen Blattumrissen ergänzt und die vorhandene und die fehlende Fläche gemessen. Über die Methode der Flächenmessung siehe 2.6.2.

Nicht erfaßt werden damit Verluste durch Blattminierer und Blätter, die von größeren Herbivoren wie Affen vollständig gefressen werden. Über den Fraß pflanzenfressender Insekten aber dürfte die Methode hinreichend Aufschluß geben.

2.6 Messung des Zerfalls der Blätter zweier Baumarten

2.6.1 Wahl der Blattarten

Zur Bestimmung der tatsächlichen Zerfallszeit von Blättern wurden die Arten *Quercus* (skinneri-Gruppe) und *Guatteria grandiflora* verwendet; sie wurden aus folgenden Gründen ausgewählt:

a) Nach der Einteilung von Kunkel-Westphal und Kunkel (im Druck) gehören *Quercus* und *Guatteria* zu den dominanten Bäumen in Seacté. Siehe dazu Abschnitt 2.1.2.

b) Ebenfalls nach Kunkel-Westphal und Kunkel (mündl. Mitteilung) steht *Quercus* als Fallaubproduzent an erster und *Guatteria* an dritter Stelle in Seacté.

c) Die beiden Arten repräsentieren zwei sehr verschiedene Blattyphen des Waldes:

Quercus: dünnes, hartes, sprödes Blatt eines Baumes der holarktischen Gruppe. Die Blätter rollen sich beim Trocknen ein und brechen leicht.

Guatteria: dickes, fleischiges, weiches Blatt mit lederartiger Oberfläche; *Guatteria* ist ein Vertreter der neotropischen Flora. Beim Trocknen biegen sich die Blätter nur seitlich etwas ein und brechen kaum.

d) *Quercus*- und *Guatteria*blätter lassen sich noch als Bruchstücke gut von anderen Blättern unterscheiden; die Bruchstücke sind so fest, daß sie bei der Messung keinen erheblichen Schaden leiden.

Zum weiteren Vergleich der beiden Blattarten wurde die Fläche von je 100 zufällig gesammelten Blättern gemessen. Aus 100 pro Laubart ausgeschnittenen Blattflächen von je 1 cm² wurde das Flächengewicht (Trockengewicht) bestimmt (siehe 3.6.1). Da die Zerfallszeit der Blätter auch von ihrem Kohlenstoff-Stickstoff-Verhältnis abhängig ist, wurden Analysen der beiden Blattarten und

des gemischten Falllaubes gemacht. Die Analysen wurden vom Instituto de Nutrición de Centro America y Panama in Guatemala-City durchgeführt (siehe 3.6.1).

2.6.2 Messung der Fläche und des Flächenschwundes der Blätter von Quercus und Guatteria

Üblicherweise bestimmt man die Zerfallszeit von Laub, indem man Blätter in Netztüten auslegt und in bestimmten Zeitabständen wiegt. Dazu müssen die Blätter mindestens einmal ins Labor gebracht, getrocknet und gewogen werden. Dadurch werden anhaftende Pilze, Bakterien und Tiere getötet und so die Zersetzung der Blätter verzögert. Auch konnte Dunger (1958) zeigen, daß getrocknete Blätter von Laubfressern weniger gerne gefressen werden als ungetrocknete, was die Zersetzung weiter verlangsamt. Bei der Blattflächenmessung entfallen Transport, Trocknung und Wägung. Die Blätter werden einzeln vom Boden aufgelesen, die Blattfläche bestimmt und das Blatt sofort wieder in die ursprüngliche Lage gebracht; die Störung durch die Messung ist minimal. Die Messungen beginnen an frisch gefallenem Laub und werden in regelmäßigen Abständen entweder an denselben Blättern oder an Blättern, die zur selben Zeit gefallen sind, wiederholt und so die Abnahme der Blattfläche ermittelt. Die Methode der Flächenmessung wurde von Negisi (1957) zur Flächenmessung von Blättern an Bäumen entwickelt. Dabei wird das Blatt, dessen Fläche bestimmt werden soll, zwischen eine helle Unterlage und eine transparente Folie gelegt. Auf der Folie befinden sich Punkte in einem Rasterabstand von 1 cm. Die Anzahl der Punkte, die über der Blattfläche liegen, entspricht dem Flächenwert in cm^2 .

2.6.3 Messung der Gewichtsabnahme von Quercus- und Guatteria- blättern

Die Abnahme von Blattfläche und Blattgewicht laufen nicht unbedingt parallel:

Die Messung des Flächenschwundes zeigt den Befraß durch huminophage Bodentiere, die Zerkleinerung durch andere mechanische Einflüsse und den Zerfall von Blattstruktur und Zellgehäuse. Die Gewichtsabnahme dagegen gibt bereits zu Anfang den Verlust wasserlöslicher Zellinhalte an, die zuerst abgebaut werden (Bocock and Gilbert, 1957; Ewel, 1968; Reichle, 1971).

Die Gewichtsabnahme verläuft demnach zumindest zu Anfang rascher als die Flächenabnahme. Aus diesem Grunde wurden auch Wägungen durchgeführt.

Die im Januar 1976 gefallenen Blätter wurden durch ein Netz von anderen Blättern isoliert (siehe 2.7.2). Davon wurden am 16.1., 10.3., 14.5. und 2.6.76 jeweils 100 Blätter bzw. Blattbruchstücke jeder Art getrocknet und gewogen. Die einmal getrockneten Blätter wurden nicht weiter verwendet.

Da der Vergleichsstandard nicht in einem bestimmten Ausgangsgewicht bestand, sondern in der gleichbleibenden Anzahl von 100 Blättern, konnten die unter 2.6.2 beschriebenen Nachteile des Transportes und der Trocknung vor der Zersetzung vermieden werden.

2.7 Markierung des untersuchten Falllaubes

Um den Zerfall einzelner Blätter zu ermitteln, müssen die zur Messung bestimmten Blätter eindeutig von anderen Blättern unterschieden werden können. Dazu wurden folgende Methoden angewandt:

2.7.1 natürlich markierte Blätter

Auf eine Markierung kann verzichtet werden, wenn die Blätter der zu untersuchenden Art zum gleichen Zeitpunkt fallen und wenn sie eindeutig von anderen Arten zu unterscheiden sind. Für die Blätter von *Quercus* traf das in Seacté im Jahre 1975 zu. Der Blattfall erreichte sein Maximum im Januar und war in den Monaten vorher und nachher wesentlich geringer (Kunkel-Westphal und Kunkel, im Druck). Eine erste Serie von Zerfallsmessungen wurde deshalb mit freiliegendem Eichenlaub durchgeführt. Ab 16.1.75 wurden jeden Monat 100 Blätter vermessen und daraus der Mittelwert berechnet. Als im November nur noch Reste von Blattadern zu finden waren, wurde die Serie beendet.

2.7.2 Isolierung der Blätter unter einem Netz

Dazu wurden von einer Fläche von ca. 10 m^2 alle alten *Quercus*- und *Guatteria*blätter entfernt und ein starker Blattfall der beiden Arten abgewartet.

Ähnlich wie Bocock und Gilbert (1957), die Blätter in Haarnetzen von 1 cm^2 Maschenweite auslegten, wurde hier ein japanisches Vogelnetz mit etwa gleicher Maschenweite verwendet. Es wurde am 16.1.76 über die frisch gefallen Blätter gebreitet, um sie so von später fallenden Blättern zu isolieren. Jeden Monat wurden 100 Blätter jeder Art von der Fläche unter dem Netz entnommen und vermessen. Von den vermessenen Blättern wurde zum Vergleich auch eine Gewichtsbestimmung gemacht (siehe 2.6.3).

Da das Programm als Folge des Erdbebens in Guatemala nicht mehr weitergeführt werden konnte, mußte die Serie am 2.6.76 abgebrochen werden.

2.7.3 Markierung mit Nylonfäden

Die von Witkamp und Olson (1963) beschriebene Methode, an Schnüren befestigte Blätter auszulegen, führte in Seacté nicht zu befriedigenden Ergebnissen, da ein Großteil der Blätter durch Regen und andere mechanische Störungen von der Leine gerissen wurden. Deshalb wurde jedes Blatt einzeln markiert, indem eine dünne, unauffällige Nylonschnur durch seinen Stiel gezogen wurde. Serien von je 30 so markierten Blättern wurden innerhalb einer Umzäunung, gemischt mit anderem Laub, ausgelegt. Der Zaun bestand aus dünnen, etwa 15 cm langen Fallholzästchen, die ca. 5 cm tief in den Boden gesteckt wurden. Ihr Abstand voneinander betrug ungefähr 3 cm, sodaß auch große Diploden noch passieren konnten. Die Serie wurde am 6.10.75 begonnen und am 11.3.76 abgeschlossen.

3 ERGEBNISSE

3.1 Klimadaten

Die jährliche Niederschlagsmenge betrug in den Jahren 1971 - 1975 im Mittel 2830 mm, die Anzahl der Regentage 211 Tage pro Jahr.

Tabelle 1 zeigt die monatlichen Klimawerte während des Untersuchungszeitraumes und die Jahresmittelwerte für das Jahr 1975.

Die Trockenzeit beginnt in der Alta Verapaz im Laufe des Februar und dauert bis Ende Mai. Die Niederschlagswerte und Regentage nehmen in dieser Zeit stark ab; die relative Luftfeuchtigkeit, die in Seacté das ganze übrige Jahr zwischen 90 und 100 % liegt, kann in diesen Monaten sogar unter 80 % sinken. Interessant ist, daß die Feuchtigkeitswerte, die im Wald sonst immer höher liegen als in Cobán, in den Monaten März bis Mai im Wald tiefer liegen. Edwards (1977) fand, daß in einem Bergregenwald in Neuquinea in den regenreichen Monaten ca. 80 % der Niederschläge den Waldboden erreichen, in den trockenen Monaten aber nur 30 % der ohnehin geringeren Niederschlagsmenge bis auf den Waldboden gelangt. Der Rest wird bereits im Kronenbereich zurückgehalten. Daß dies auch für den Wald von Seacté zutreffen könnte, zeigt sich daran, daß man leichte Regenfälle im Wald zwar hören kann, daß man den Regen selbst aber nicht spürt. Dies würde auch die stärkere Verminderung der Luftfeuchtigkeit in den Trockenmonaten erklären.

Die Regenzeit beginnt im Laufe des Juni. Niederschlagsmenge, Anzahl der Regentage und die Feuchtigkeitswerte steigen an. Die mittlere Temperatur zeigt noch die gleichen Werte wie während der Trockenzeit; die Temperaturdifferenz aber (der Unterschied zwischen den Tagesmaxima und -minima) sinkt ab Juni ab. Erst im sog. Winter, von Mitte Oktober bis Mitte Februar, sinkt dann auch die mittlere Temperatur ab.

Tabelle 1 Klimadaten von Januar 1975 bis Februar 1976

Monat	Lufttemperatur	Temp.-	rel. Luft-	Niederschlags-	Regentage	
		Diffe-	feuchtigk.	menge	pro	
	(°C)	renz	(%)	(mm)	Monat	
		(°C)				
	Seacté	Cobán	Cobán	Seacté Cobán	Cobán/ ^x Cubilg.	Cobán/ ^x Cubilg.
J	15	15	11	92 88	176	19
F	16	16	15	87 85	34	8
M	19	18	16	79 84	40	6
A	20	18	17	77 83	24	4
M	21	19	16	81 82	91	100
J	21	18	11	93 87	282	25
J	20	18	12	91 85	166	15
A	20	18	12	96 88	301	25
S	20	19	10	96 90	433	25
O	17	17	9	97 90	680	26
N	16	16	9	93 89	251	22
D	16	14	10	96 91	185	19
J	12	13	10	95 87	247	23
F	14	14	12	82 90	97	12
Durchschnitt						
1975	18	17	12	90 87	222	17

Die Monate der Trockenzeit befinden sich innerhalb der gestrichelten Linien.

^x Mittelwerte aus den Stationen in Cobán und Cubilguitz, zwischen denen sich der Wald von Seacté befindet. (siehe Seite 4)

3.2 Laub- und Streufall

Die Daten wurden mir freundlicherweise von Kunkel-Westphal und Kunkel (in Druck) zur Verfügung gestellt. Die Werte sind als Trockengewicht angegeben.

Für das Jahr 1975 betrug der Streufall (bestehend aus Laub, Moos, kleinen Holzteilen, Früchten und Blüten) 1145 g/m^2 , davon macht der Anteil des Laubes 810 g/m^2 , das sind 71%, aus.

Streu und Laub fallen das ganze Jahr über (siehe Tabelle 2) aber deutlich mehr in den Monaten Januar bis Mai, das heißt einen Monat vor Beginn der Trockenzeit und während der ganzen Trockenzeit (vergleiche dazu Tabelle 1). Die Durchschnittswerte für Fallaub betragen von Januar bis Mai 100 g/m^2 , in den restlichen Monaten dagegen nur 44 g/m^2 ($t < 0,5\%$).

Die Blätter wurden wie üblich in Laubkästen gesammelt, die Kästen alle 2-4 Wochen geleert. Eine Flächenabnahme der Blätter während dieses Zeitraumes konnte nicht festgestellt werden; eine Untersuchung über eine mögliche Gewichtsabnahme wurde nicht durchgeführt. Edwards (1977), der eine Arbeit an einem Bergregenwald in Neuguinea durchführte, schätzt, daß in diesem Zeitraum höchstens 1 % an Gewicht verloren geht.

3.3 Die einzelnen Bodenschichten

Die Werte der einzelnen Bodenschichten sind in Tabelle 2 angegeben.

Die jahreszeitlichen Schwankungen des Laubfalles spiegeln sich in den Werten der Ganzlaubschicht wider.

Allerdings dauert es zwei Monate - von Januar bis März - bis der starke Laubfall, der im Januar einsetzt, zu einer deutlichen Gewichtserhöhung der Ganzlaubschicht führt.

Ebenfalls zwei Monate nach Beendigung des starken Laubfalles sinkt das Gewicht der Ganzlaubschicht wieder ab.

In den Monaten März bis Juli beträgt das Gewicht der Ganzlaubschicht 370 g/m^2 , in den anderen Monaten dagegen nur

253 g/m^2 .

In den darunterliegenden Schichten lassen sich keine deutlichen jahreszeitlichen Veränderungen nachweisen. Die großen Schwankungen der Humusschicht sind wahrscheinlich auf die geringe Probenzahl und die sehr unterschiedliche Dicke dieser Schicht und nicht auf jahreszeitliche Veränderungen zurückzuführen.

Tabelle 2 Laubfall und Gewicht der Bodenschichten in den
Monaten Januar 1975 bis Februar 1976,
angegeben in g/m² Trockengewicht

Monat	Laubfall ^x	a Ganzlaub- schicht	b Halblaub- schicht	Gesamtstreu (= a + b)	Humus- schicht
J	93	257	263	520	-
F	78	230	445	675	5300
M	122	375	425	800	10350
A	104	368	533	901	9000
M	104	395	510	905	6555
J	39	405	510	910	7625
J	33	305	485	790	9340
A	34	210	565	775	11000
S	51	260	580	840	10865
O	39	255	520	775	8900
N	58	250	510	760	8135
D	57	306	534	840	8552
J	61	448	560	1008	8724
F	52	316	488	804	8904
Mittel- wert					
1975	68	300	490	790	8695 ⁺

^x Die Laubfallwerte wurden mir freundlicherweise von Kunkel-Westphal und Kunkel (in Druck) zur Verfügung gestellt.

⁺ Der Mittelwert der Humusschicht wurde von Februar 1975 bis einschließlich Januar 1976 berechnet, da für Januar 1975 keine Wägungen vorliegen.

3.3.1 Der Laubanteil in der Ganz- und Halblaubschicht

Wie in Abschnitt 2.4 beschrieben, wird unter Ganzlaub-
schicht die locker obenauf liegende Feinstreuschicht
verstanden; die darunter liegende Schicht wird als
Halblaubschicht bezeichnet.

Das Gewicht der Ganzlaubschicht aus den 9 Proben vom
April 1975 - März 1976 (siehe 2.4.2) betrug durch-
schnittlich 288 g/m^2 ; das sind 65 % der Gesamtmenge.
Der Rest bestand aus kleinen Holzstückchen, Moos, Früch-
ten und Blüten etc.

Das Gewicht der Halblaubschicht, ebenfalls aus den 9
Proben von April 1975 - März 1976, betrug durchschnitt-
lich 545 g/m^2 , das des darin enthaltenen Laubes 358
 g/m^2 , das sind 66 %. Der Rest bestand aus kleinen Holz-
teilen, Moos und Früchten etc.; Blüten sind in dieser
Bodenfraktion nicht mehr zu erkennen.

Die Resultate stimmen gut überein mit den Streufall-
werten von Kunkel-Westphal und Kunkel (Abschnitt 3.2);
hier macht der Laubanteil 71 % des gesamten Streufal-
les aus.

Auch Bray and Gorham (1964) geben Werte von 60 - 76 %
Laubanteil an der Streu an.

3.3.2 Partikelgröße des Laubes in der Ganz- und Halblaubschicht

Die Ergebnisse sind in Tabelle 3 zusammengestellt.
Die durchschnittliche Fläche der Blätter oder Blattbruch-
stücke schwankt beträchtlich im Jahresablauf; doch zeigt
sich, daß die Laubteile der Ganzlaubschicht im Durch-
schnitt fünfmal so groß sind wie die der Halblaubschicht.
Das heißt, daß die optisch vorgenommene Trennung in Ganz-
und Halblaubschicht nicht willkürlich ist. Zudem wird dar-
aus ersichtlich, daß die Lage eines Blattes in den beiden
Streuschichten dem Grad seiner Zersetzung entspricht und
damit dem Zeitraum, den es bereits auf dem Boden liegt.

Tabelle 3 Partikelgröße des Laubes in der Ganz- und Halb-
laubschicht (Siehe Abschnitt 3.3.2)

Datum der Probennahme	Gesamtblatt- fläche (cm ²)	Anzahl der Laubstücke	durchschnittliche Blatt- fläche (cm ²)
<u>GANZLAUBSCHICHT:</u>			
26. 4.75	23019	709	33
4. 6.75	16107	461	35
28. 8.75	38985	910	43
27. 9.75	43100	1470	29
4.10.75	19925	885	23
13.11.75	26405	1850	14
10.12.75	24520	735	33
16. 1.76	36730	1380	27
10. 3.76	19990	375	54
Durchschnittliche Partikelgröße im Ganzlaub: $32 \pm 12^x)$			
<u>HALBLAUBSCHICHT:</u>			
26. 4.75	8745	536	16
4. 6.75	4572	421	11
28. 8.75	16080	1575	10
27. 9.75	25455	3335	8
4.10.75	68495	16200	4
13.11.75	41610	9300	5
10.12.75	54810	13795	4
16. 1.76	37160	10480	4
10. 3.76	36300	10925	3
Durchschnittliche Partikelgröße im Halblaub: $7 \pm 4^x)$			

x) Standardabweichung

3.4 Zerfallsraten und Zerfallszeiten der Bodenschichten

Siehe dazu Tabelle 4

Die Berechnung der Zerfallsraten und Zerfallszeiten erfolgte:

- 1) mit dem gesamten Streufall als Inputwert und den Streuwerten der Bodenschichten als Bestandeswerten. Damit erhält man die Zerfallsraten für das gesamte Streumaterial der betreffenden Schichten.
- 2) nur mit dem Laubfall als Inputwert und den Laubanteilen der Streu als Bestandeswerten. Damit erhält man die Zerfallszeiten für Laub.

Die Inputwerte betragen für Streu 1145 g/m^2 und für Laub 810 g/m^2 (siehe Abschnitt 3.2).

Als Streu- und Humuswerte wurden die Jahresmittelergebnisse dieser Bodenschichten für das Jahr 1975 verwendet (siehe Tabelle 2).

Die Laubanteile wurden mit 65 % für die Ganzlaub- und 66 % für die Halblaubschicht berechnet (siehe 3.3.2).

Die Berechnung der Zerfallsrate kann nur für die Bodenschichten bzw. ihren Laubanteil erfolgen, für die der Inputwert bekannt ist.

Das ist der Fall für:

- Ganzlaubschicht
- Ganz- und Halblaubschicht zusammen (=Gesamtstreu)
- Ganz- und Halblaubschicht und Humus zusammen
(= gesamte organische Bodenaufgabe)

Die Berechnung der Zerfallsrate für die Halblaub- oder Humusschicht alleine ist nicht möglich, da unbekannt ist, wieviel Prozent der darüberliegenden Schicht als Input in die folgende Schicht gelangen.

Um dies abschätzen zu können, müßte bekannt sein, wieviel Prozent der oberen Schicht von Tieren gefressen, von Bakterien und Pilzen abgebaut oder sonstwie aus dem Kreislauf genommen wird und nicht bis zur nächsten Schicht gelangt.

Obwohl die Zerfallszeiten nicht für jede einzelne Schicht berechnet werden konnten, so wird doch die starke Zunahme der Zerfallszeiten von den oberen zu den unteren Schichten deutlich: wird die Ganzlaubschicht noch in einem Vierteljahr zersetzt, so dauert der Gesamtumsatz des organischen Bodenmaterials (also von Ganz- und Halblaubschicht und Humus zusammen) über 8 Jahre. Dabei muß allerdings bedacht werden, daß ein erheblicher Teil des pflanzlichen Materials von den Bodenorganismen schneller zersetzt und aus dem Kreislauf genommen wird. Die berechneten Zeiten beziehen sich nur auf das in den Bodenschichten verbleibende Material.

Wie die Berechnungen mit den Laubwerten zeigen, liegen die Zerfallszeiten für reines Laub nur unwesentlich unter denen für Streu. Das könnte darauf zurückzuführen sein, daß in der Gesamtstreu neben dem Hauptanteil an Blättern (65 %) sowohl Fraktionen sind, die schneller zerfallen (Blüten, Moos), als auch solche, die langsamer zerfallen (Früchte, Holzteile), sodaß sich die Zerfallszeit insgesamt kaum ändert.

Tabelle 4

Zerfallsraten und Zerfallszeiten der Streu- und Bodenschichten und ihrer Laubanteile

(Alle Angaben in g Trockengewicht) Erläuterungen Abschnitt 3.4

	Bestand	Input	durchschnittl. Zerfallsrate	durchschnittl. Zerfallszeit	
	$\frac{g}{m^2}$	$\frac{g}{m^2 \times \text{Jahr}}$	$\frac{1}{\text{Jahr}} \times 100 (\%)$	(Tage)	(Jahre)
1) Berechnung mit den Streu- werten als Input:-----					
Streu der Ganzlaubschicht	300	1145	382	96	0,26
Gesamtstreu	790	1145	145	252	0,69
gesamte organische Boden- auflage	9485	1145	12	3017	8,30
2) Berechnung mit den Laub- werten als Input:-----					
Laubanteil der Ganzlaub- schicht	195	810	415	88	0,24
Laubanteil der Gesamt- streu	518	810	156	234	0,64

3.5 Herbivorenfraß am lebenden Blatt

Die 90 frisch in Laubkästen gefallenen (siehe 2.5) und vermessenen Blätter von *Quercus* und *Guatteria* hatten insgesamt eine Fläche von 7772 cm^2 , 77 cm^2 fehlten, d.h. die ursprüngliche Fläche betrug 7849 cm^2 . Die von Herbivoren noch am Baum gefressene Fläche entspricht demnach 1 % der gesamten Blattfläche.

Dieser Wert ist sehr niedrig, liegt aber in dem von Odum (1964) gefundenen Bereich von 1 - 7 % für einen Regenwald in Puerto Rico.

Bray (1964) fand 6 - 12 % in einem nördlicher gelegenen Wald in Canada und Edwards (1977) ca. 10 % in einem Wald in Neuguinea in 2400 m Höhe. Edwards gibt aber an, daß es auch Arten gab, die zu weniger als 1 % befallen waren. Cruz Acosta (1964) nimmt an, daß der Befraß durch Herbivoren in höheren Breiten stärker ist als in den Tropen, was mit dem Ergebnis übereinstimmen würde. Auch fand er, daß von Blättern des oberen Kronenbereiches in einem Tieflandwald von Costa Rica nur 0,3 % abgefressen waren (allerdings betrug die Zahl der untersuchten Blätter in diesem Fall nur 10 Stück), für Blätter aus dem Unterwuchs des gleichen Waldes erhält er Werte zwischen 2 - 6 %.

3.6 Zerfall von *Quercus*- und *Guatteria*blättern

3.6.1 Vergleichende Messungen und Analysen der beiden Blattarten

Wie in Abschnitt 2.6.1 beschrieben, haben die Blätter von *Guatteria* und *Quercus* zahlreiche Eigenschaften, die sie für eine vergleichende Untersuchung ihrer Zerfallszeiten geeignet erscheinen liessen.

In Tabelle 5 werden noch einige zusätzliche Messungen und Analysen aufgeführt, deren Resultate ebenfalls zur Wahl dieser beiden Blattarten beigetragen haben.

Tabelle 5 Blattfläche, Flächengewicht und C:N-Verhältnis der Blätter von Guatteria und Quercus

Art	durchschnittl. Blattfläche (cm ²)	Trockengewicht $\frac{\text{mg}}{\text{cm}^2}$	C:N-Verhältnis x)
Quercus	70	8	9 : 1
Guatteria	75	17	8 : 1
Mischlaub	-	-	9 : 1

x) Die Analysen des Kohlenstoff- und Stickstoffgehaltes wurden vom INCAP-Institut in Guatemala-City durchgeführt (siehe 2.6).

Wie Tabelle 5 zeigt, sind die Blätter von Guatteria und Quercus annähernd gleich groß; allerdings ist das Blatt von Guatteria dicker und dadurch schwerer. Nach Kühnelt (1950) und Schaller (1962) gibt das Verhältnis von Kohlenstoff zu Stickstoff in Blättern einen Hinweis auf ihre Zerfallszeit.

Die Analysen der beiden Laubarten zeigen, daß die C:N-Verhältnisse von Guatteria und Quercus dem des gemischten Falllaubes von Seacté entsprechen. Man kann deshalb annehmen, daß die beiden Blattarten in ihrer Zerfallszeit typisch für das Fallaub von Seacté sind.

3.6.2 Zerfallszeiten von Quercus- und Guatteriablättern

Die Abbildungen 1 und 2 zeigen die Zerfallszeiten von Quercus- und Guatteriablättern, gemessen als Flächen- bzw. als Gewichtsabnahme. In Abb. 3.1 bis 3.7 werden

die Regressionsgeraden der verschiedenen Zerfallskurven verglichen und in Tabelle 6 sind die Zerfallszeiten der beiden Laubarten in Tagen zusammengestellt. Angegeben sind die Zeitpunkte des totalen Verschwindens der Blätter. Diese Zeiten wurden durch Extrapolation aus den Regressionsgeraden errechnet, da die Messungen des Flächen- bzw. Gewichtsverlustes, wie aus den Abbildungen 1 und 2 ersichtlich, früher aufhörten.

3.6.2.1 Zerfallszeiten von Quercus- und Guatteriaablättern, gemessen als Flächenabnahme

Bei Guatteria zeigen sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Kurven (Abb. 3.2), gleichgültig mit welcher Methode gearbeitet wurde; auch die Jahreszeit spielt keine Rolle: die fadenmarkierten Blätter wurden im August ausgelegt, so daß die Blätter zunächst der stärksten Niederschlagsmenge des Jahres ausgesetzt waren (siehe Tabelle 1) und die Trockenzeit erst am Ende der Beobachtungszeit fiel. Die Messungen der Blätter unter dem Netz dagegen begannen im Januar, also unmittelbar vor Beginn der Trockenzeit, die dann bis Mai andauerte.

Bei Quercus stimmen die Serien der natürlich markierten Blätter und die der Blätter unter dem Netz überein; die Reihe der fadenmarkierten Blätter aber unterscheidet sich signifikant von den beiden anderen (Abb. 1).

Die Untersuchungen mit den natürlich markierten Blättern und die mit den Blättern unter dem Netz wurden beide im Januar (23.1.75 bzw. 16.1.76) d. h. vor Beginn der mehrmonatigen Trockenperiode begonnen; die fadenmarkierten Blätter dagegen wurden im Oktober,

dem regenreichsten Monat des Jahres, ausgelegt. Da bei Guatteria keine signifikanten Unterschiede der Zerfallszeiten auftreten, egal welche Markierungsmethoden angewandt wurden, ist anzunehmen, daß bei Quercus der jahreszeitliche Unterschied des Versuchsbeginns eine Rolle spielt (siehe dazu Abschnitt 4.3).

Trotz des rascheren Zerfalls der Quercusblätter, vor allem in der Regenzeit, sind die Flächenabnahmen der beiden Laubarten nicht signifikant unterschiedlich (Abb. 3.5).

3.6.2.2 Zerfallszeiten von Quercus- und Guatteriablättern, gemessen als Gewichtsabnahme

Die Meßreihen mit den Blättern unter dem Netz und damit auch die Wägungen mußten am 2.6.76 abgebrochen werden (siehe 2.7.2). Die Blätter hatten zu dieser Zeit noch 40 % ihres Ausgangsgewichtes; die Zerfallskurven zeigen also nur die erste Hälfte der Gewichtsabnahme.

Die Gewichtsabnahmen von Quercus und Guatteria zeigen keine signifikanten Unterschiede (Abb. 3.6), wohl aber sind die Regressionsgeraden der Gewichtsverluste sowohl für Quercus als auch für Guatteria signifikant steiler ($p = 0,05$) als die Regressionsgeraden der Flächenabnahmen beider Arten (Abb. 3.3, 3.4 und 3.7), d. h. die Blätter verlieren rascher an Gewicht als an Fläche.

Andererseits müssen Messungen der Zerfallszeit durch Wägen den gleichen Endwert haben wie Flächenmessungen; denn solange noch eine Fläche da ist, muß sie auch wägbare sein.

Daraus läßt sich schließen:

- daß der Gewichtsverlust der Blätter in den ersten Monaten wesentlich rascher vor sich geht als der

- Flächenverlust (siehe auch 2.6.3) und
- daß die Gewichtsabnahme in der zweiten Hälfte der Zerfallszeit wesentlich geringer sein muß, um den durch die Flächenmessung ermittelten Endwert zu erreichen. Dies steht in Einklang mit den Ergebnissen von Bernhard-Reversat (1972), die für die ersten Wochen einen rascheren Zerfall der Blätter angibt, als danach; auch ihre Werte wurden durch Wägungen gewonnen. ,

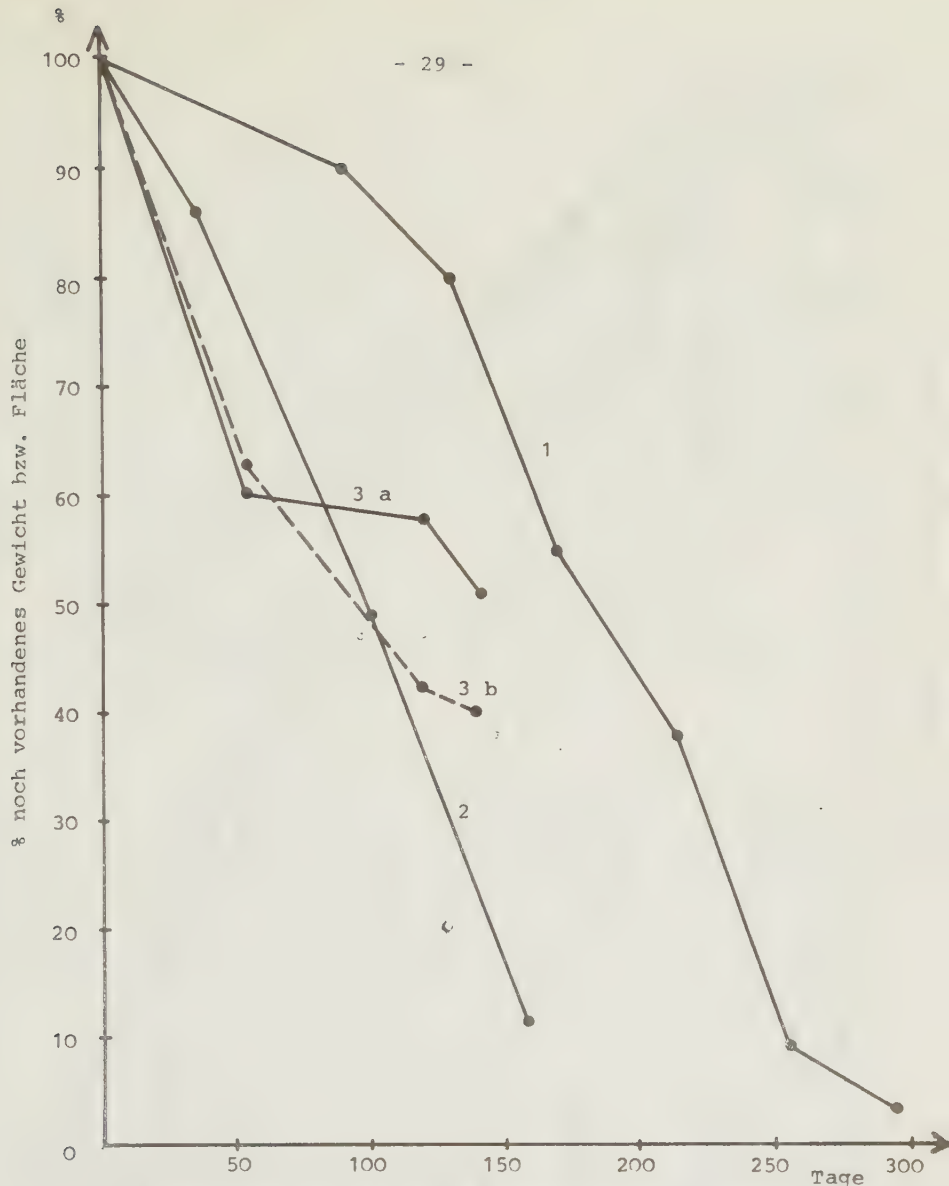


Abb. 1 Zerfallszeiten der Blätter von *Quercus spec.*, gemessen als Flächen- bzw. Gewichtsverlust (siehe 3.6.2.1 und 3.6.2.2)

- Flächenverlustmessungen:
- 1) natürlich markierte Blätter vom 23.1. - 14.11.75
Anzahl der Blätter: 100
 - 2) fadenmarkierte Blätter vom 6.10.75 - 11.3.76
Anzahl der Blätter: 30
- 3 a) Blätter unterm Netz vom 16.1. - 2.6.76
Anzahl der Blätter: 100
- Gewichtsverlustmessungen: 3 b) Blätter unterm Netz, wie 3 a

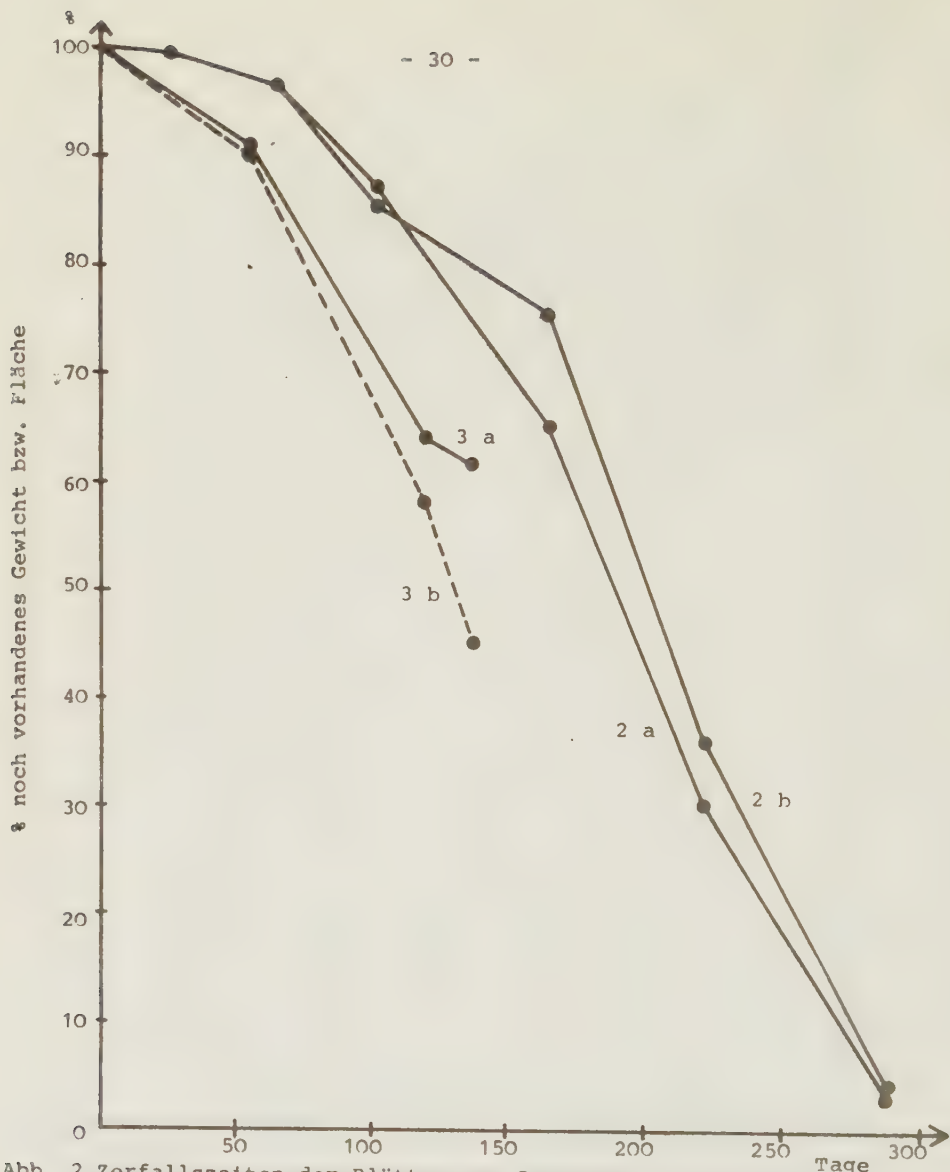


Abb. 2 Zerfallszeiten der Blätter von *Guatteria grandiflora*, gemessen als Flächen- bzw. Gewichtsverlust (siehe 3.6.2.1 und 3.6.2.2)

Flächenverlustmessungen: 2 a + b) fadenmarkierte Blätter vom 1.8.75 - 14.5.76
 Anzahl der Blätter: je 30
 3 a) Blätter unterm Netz vom 16.1. - 2.6.76
 Anzahl der Blätter: 100
 Gewichtsverlustmessungen: 3 b) Blätter unterm Netz wie 3 a

Abbildungen 3.1 bis 3.7

Regressionsgeraden der Zerfallszeiten von Quercus- und Guatterlablättern, gemessen als Flächen- bzw. als Gewichtsabnahme.

Die Regressionsgeraden wurden aus den in Abb. 1 und 2 dargestellten Zerfallsreihen errechnet. Die Numerierung der Regressionsgeraden bezieht sich ebenfalls auf die in Abb. 1 und 2 dargestellten Meßreihen. Die dicke Linie repräsentiert jeweils die Regressionsgerade der mittleren Zerfallszeit der dargestellten Meßreihen.

Auf den Abszissen der Abb. 3.1 bis 3.7 sind die Zerfallszeiten in Tagen angegeben, auf der Ordinate die Prozent der noch vorhandenen Blattfläche bzw. des noch vorhandenen Blattgewichtes.

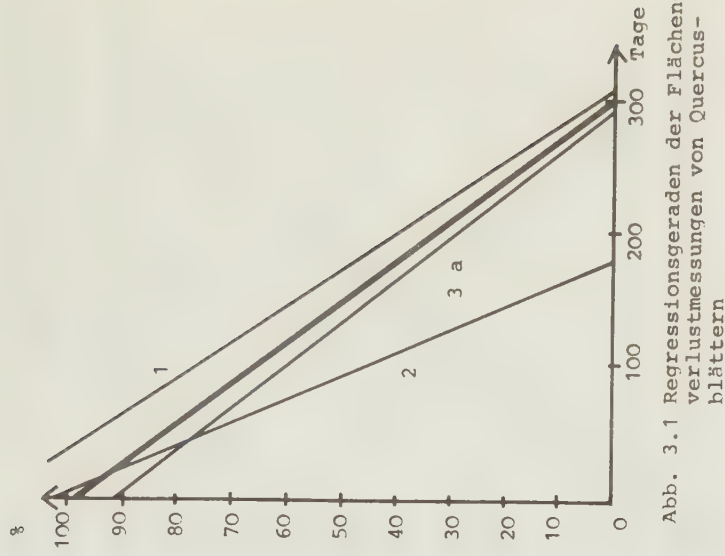


Abb. 3.1 Regressionsgeraden der Flächenverlustmessungen von Quercusblättern

Die Meßreihe 2 unterscheidet sich signifikant von den Meßreihen 1 und 3 a ($p = 0,5$).

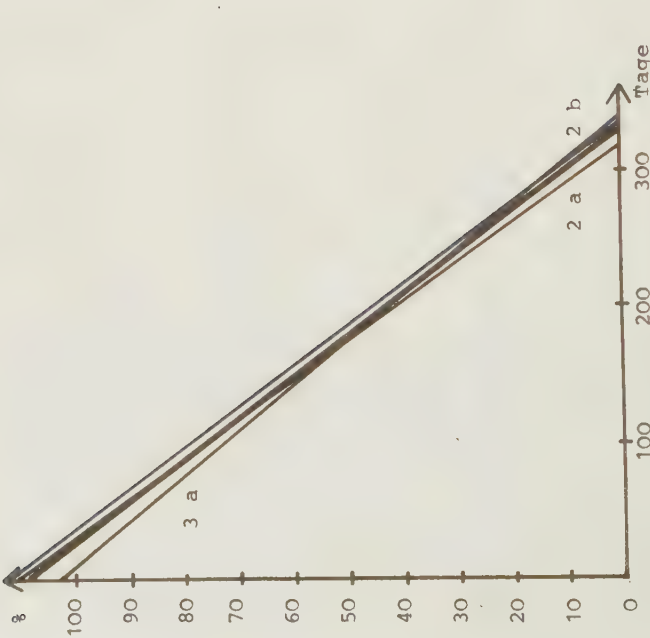


Abb. 3.2 Regressionsgeraden der Flächenverlustmessungen von Guatteriaablättern

Es zeigen sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Meßreihen ($p = 0,5$).

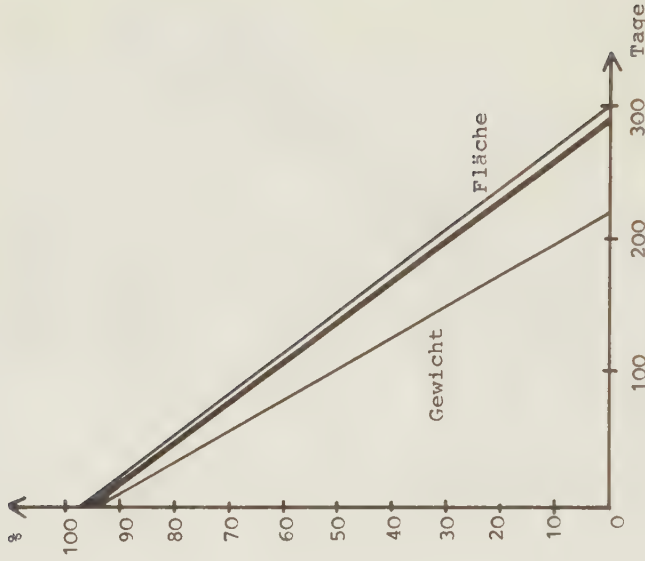


Abb. 3.3 Regressionsgeraden der Messungen des Flächen- und Gewichtsverlustes von Quercusblättern

Die Regressionsgerade des Gewichtsverlustes ist signifikant steiler als die Regressionsgerade aus allen Flächenverlustmessungen ($p = 0,5$).



Abb. 3.4 Regressionsgeraden der Messungen des Flächen- und Gewichtsverlustes von Quateriablättern

Die Regressionsgerade des Gewichtsverlustes ist signifikant steiler als die Regressionsgerade aus allen Flächenverlustmessungen ($p = 0,5$).

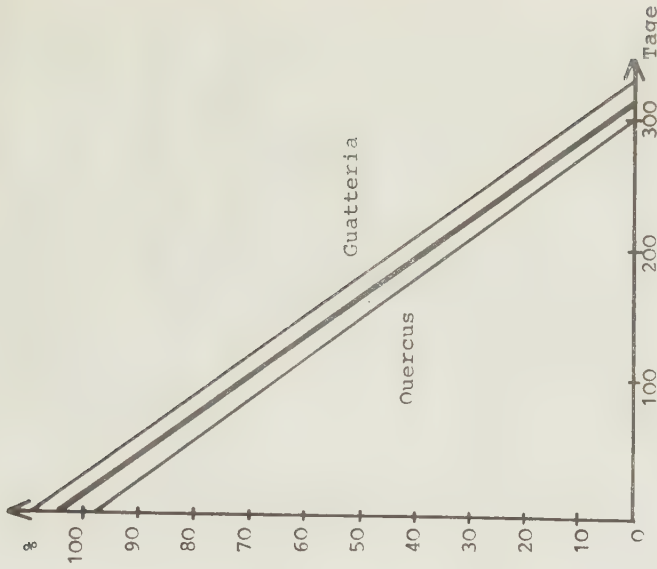


Abb. 3.5 Regressionsgeraden der Flächenverlustmessungen von Quercus- und Guatteriablättern

Die Regressionsgeraden wurden aus allen Flächenverlustmessungen der jeweiligen Art errechnet. Es zeigten sich keine signifikanten Unterschiede ($p = 0,05$).

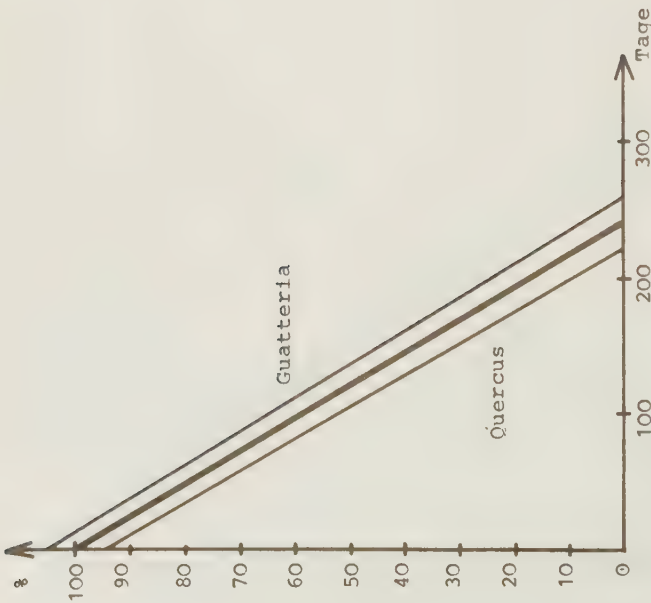


Abb. 3.6 Regressionsgeraden der Gewichtsverlustmessungen von Quercus- und Guatteriablätter

Es zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Arten ($p = 0,5$).

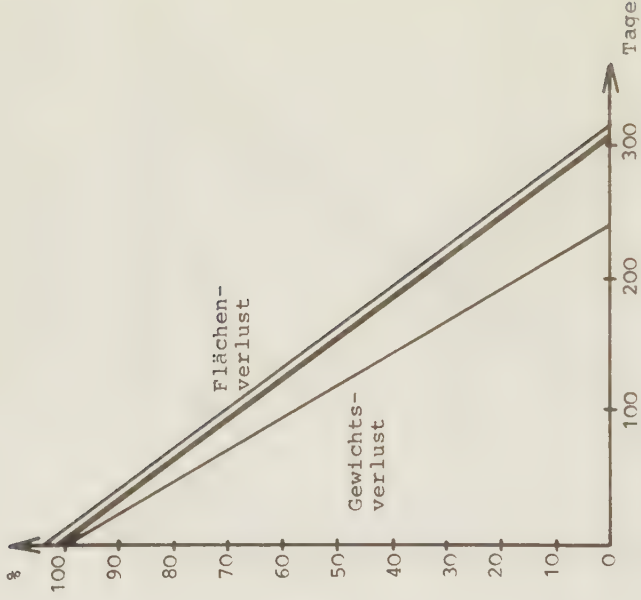


Abb. 3.7 Regressionsgeraden der Flächen- und Gewichtsverlustmessungen

Die Regressionsgeraden sind aus allen Messungen der jeweiligen Methode errechnet. Die Regressionsgerade des Gewichtsverlustes ist signifikant steiler ($p = 0,5$).

Tabelle 6 Zerfallszeiten von Quercus und Guatteria,
angegeben ist der Zeitpunkt des Verschwindens
der Blätter errechnet aus den Regressions-
geraden der Abb. 3.1 - 3.7 (siehe auch 3.6.2)
=====

Markierung der Blätter	Beginn der Messung	Zerfallszeit in Tagen	
		Quercus	Guatteria

A) FLÄCHENABNAHME

1) natürlich markier- te Blätter	23.1.75	310	---
2) fadenmarkierte Blätter			
a) Serie 1	Qu. 6.10.75 G. 1. 8.75	181	320
b) Serie 2	1. 8.75	---	336
3) Blätter unterm			
a) Netz	16. 1.76	293	340

Zerfallszeit bei Beginn der Messung zur:

a) Trockenzeit	302	338
b) Regenzeit	181	320
Mittlere Zerfallszeit:	261	332

B) GEWICHTSABNAHME

3) Blätter unterm			
b) Netz	16. 1.76	220	260

4 DISKUSSION

4.1 Vergleich der Zerfallszeiten der verschiedenen Bodenschichten

Wie bereits unter 3.4 besprochen, können die Zerfallszeiten nur für die Bodenschichten berechnet werden, deren Input an pflanzlichem Material bekannt ist.

4.1.1 Zerfallszeiten der Streuschichten

Für die Ganzlaubschicht ergibt sich eine Zerfallszeit von 96 Tagen, für die Gesamtstreu, d. h. für die Ganz- und Halblaubschicht zusammen beträgt die Zerfallszeit 252 Tage (Tabelle 4).

Nimmt man an, daß 100 % des zu Boden fallenden Materials von der Ganzlaubschicht in die Halblaubschicht gelangen, so ergäbe sich die Zerfallszeit der Halblaubschicht aus der Differenz dieser beiden Werte, würde also 156 Tage betragen. Dieser Wert stellt einen hypothetischen Minimalwert der Zerfallszeit für die Halblaubschicht dar, denn in Wirklichkeit wird ein Teil der Ganzlaubschicht von Tieren gefressen, von Pilzen und Bakterien abgebaut und veratmet und vom Regen ausgewaschen, verschwindet also aus dem Kreislauf. Der verbleibende Teil, der in die Halblaubschicht absinkt, braucht wesentlich länger, bis er zersetzt wird. Da die Streu in der Ganzlaubschicht noch relativ frisch ist, ist sie durch Bakterien und Pilze nicht in dem Maße angreifbar wie in der Halblaubschicht, in der die Bestandteile durchweicht und miteinander verklebt sind (siehe dazu auch Abschnitt 4.2). Man kann deshalb vereinfachend annehmen, daß die Zersetzung der Ganzlaubschicht vorwiegend der Aktivität streufressender Bodentiere, den sogenannten Erstzersettern, zuzuschreiben ist. Wie in Teil II der Dissertation gezeigt werden konnte, zerkleinern in Seacté die Erstzersetzer unter den Bodentieren 20 bis maximal 40 % der anfallenden Streu.

Angenommen, die Erstzersetzer entnehmen ihre Nahrung ausschließlich der Ganzlaubschicht, so werden maximal 40 % der Streu entweder von den Erstzersettern selbst gefressen, oder die von ihnen zerkleinerten Streuteile werden von Folgezersettern weiterverarbeitet, gelangen also nicht als Streu in die Halblaubschicht.

Damit ergäbe sich für die Halblaubschicht ein um 40 % reduzierter Inputwert:

$$1145 - 458 = 687 \text{ g/m}^2.$$

Da der Bestand der Halblaubschicht 490 g/m^2 beträgt (Tabelle 2), ergäbe das nach der Formel von Nye (siehe 2.4.3) eine Zerfallsrate von 140 % bzw. eine Zerfallszeit von 261 Tagen. Da man annehmen kann, daß sich die Erstzersetzer zwar wohl zum größeren Teil, sicher aber nicht ausschließlich von der Ganzlaubschicht ernähren, stellt dieser Wert einen oberen Grenzwert der Zerfallszeit der Halblaubschicht dar. Der tatsächliche Zeitraum wird zwischen 156 Tagen (siehe oben) und 261 Tagen liegen. Die Zerfallszeit der Halblaubschicht ist also in jedem Fall größer als direkt aus der Schichtdicke abzulesen ist.

Auf die Ursache dieser Erscheinung wird in Abschnitt 4.2 eingegangen.

4.1.2 Zerfallszeiten des Laubanteiles der Streuschichten

Die gleiche Abschätzung läßt sich auch für den Laubanteil an der Halblaubschicht vornehmen.

Wie aus Tabelle 4 ersichtlich, läge die minimale Zerfallszeit des Halblaubes bei $234 - 88 = 146$ Tagen, wenn man annimmt, daß das Laub der Ganzlaubschicht quantitativ in Halblaub umgesetzt wird.

Setzt man, wie auch bei der Streu eine Verminderung durch Tierfraß voraus und nimmt an, daß Laub nicht

stärker gefressen wird als die übrige Streu, so ergibt sich auch hier ein um 40 % reduzierter Inputwert für das Laub der Halblaubschicht, das ergibt

$$810 - 324 = 486 \text{ g/m}^2.$$

Da der Laubbestand in der Halblaubschicht

$$518 - 195 = 323 \text{ g/m}^2$$

beträgt (siehe Tabelle 4), ergibt das nach Nye eine Zerfallsrate von 151 % bzw. eine Zerfallszeit von 242 Tagen.

Die Zerfallszeit für Halblaub läge dann zwischen minimal 146 und maximal 242 Tagen.

Der Gesamtlaubzerfall betrüge demnach zwischen 234 und 330 Tage (vergleiche dazu Abschnitt 4.5).

4.1.3 Zerfallszeit der gesamten organischen Bodenauflage

Die Zerfallszeit für die gesamte organische Bodenauflage beträgt 8,3 Jahre (Tabelle 4). Hier ist es nicht möglich abzuschätzen, in welchem Zeitraum die Zersetzung der Humusschicht vor sich geht, da der Anteil an pflanzlichem Material, der von Tieren, Pilzen, Bakterien und durch Auswaschen etc. aus dem Kreislauf genommen wird, völlig unbekannt ist.

4.2 Vergleich von Ganz- und Halblaubschicht

4.2.1 Die Ganzlaubschicht

Die Ganzlaubschicht ist die Schicht mit dem geringsten Gewicht, aber mit starker, durch den Jahresrhythmus des Laubfalls bedingter Gewichtsveränderung: im ersten Halbjahr hat sie ein dickes Polster aus frisch gefallener Streu (338 g/m^2), im zweiten

Halbjahr dagegen nur 264 g/m^2 ($t < 0,5 \%$).

Wie in Abschnitt 4.1.1 dargestellt, ist die Ganzlaubschicht kurzlebiger als die Halblaubschicht. Daß der Übergang der Streu von der Ganzlaubschicht in die Halblaubschicht so rasch vor sich geht, daß die Ganzlaubschicht also so dünn ist, liegt sicherlich daran, daß es sich dabei neben chemischen Zersetzungsvorgängen vorwiegend um mechanische Zerkleinerungsvorgänge handelt. Bei der Umsetzung der Halblaubschicht zu Rohhumus dagegen rücken neben einer weiteren Zerkleinerung chemische Vorgänge in den Vordergrund. Natürlich finden auch in frischer Streu Zersetzungsvorgänge durch Bakterien und Pilze statt, vor allem werden in einer allerersten Phase lösliche Stoffe wie Kohlenhydrate, Stärke und lösliche Stickstoffverbindungen durch den Regen ausgewaschen (Jensen, 1974). Damit aber Ganzlaub zu Halblaub wird, muß primär eine mechanische Zerkleinerung der Streu stattfinden. Dadurch wird die Oberfläche vergrößert und das Material einer weiteren Zersetzung zugänglich gemacht. Folgende Faktoren spielen dabei eine Rolle:

- die Trockenzeit:

In der Trockenzeit selbst kann der Zerfall, je nach Art, geringer sein (Abschnitt 3.6.2; Hopkins 1966); aber die Austrocknung fördert eine raschere Zerkleinerung in der nachfolgenden Regenzeit; denn viele Blätter rollen sich in der Trockenzeit zusammen, werden spröde und brechen.

- die Regenzeit:

Die auf die Trockenzeit folgenden heftigen Regen-

fälle weichen die Blätter auf; sie werden mürbe, durch den Regen verschwemmt und beschädigt. Allein die dicken schweren Wassertropfen, die aus der Kronenschicht fallen, sind in der Lage, Blätter zu zerschlagen.

- größere Tiere:

Daß der Tritt der Waldtiere zur Streuzerkleinerung beiträgt, zeigen die vielen Wildwechsel, die man unter anderem eben daran erkennt, daß das Laub dort zerbrochen ist.

Ebenfalls eine Rolle dürften Vögel spielen, die am Boden nach Futter suchen (Ameisenvögel), und direkt in der Streu lebende oder sich dort bewegende Tiere wie Mäuse, Schlangen etc. Wieweit diese lokal beschränkte Streuzerkleinerung für den gesamten Streuumsatz von Bedeutung ist, bleibt offen.

- Bodentiere:

Einen wichtigen Anteil an der Zerkleinerung der Streu haben die streufressenden Bodentiere, die sogenannten Erstzersetzer. Da sie die Streuteile nicht quantitativ verzehren, sondern nur Stücke davon abbeißen, wird eine mindestens so große Menge zerkrümelt, wie gefressen wird. In Seacté werden ca. 20 - 40 % der Streu von Erstzersetzern gefressen bzw. zerkleinert. Die wichtigste Rolle dabei spielen neben Regenwürmern die Diplopoden und unter ihnen wiederum eine Art, *Oxobolus n. spec.*, die alleine ca. 2 - 4 % der jährlich anfallenden Streu umsetzt. (Teil II der Dissertation).

Neben den größeren Erstzersettern, die sich wohl vorwiegend, aber nicht ausschließlich, von der Streu der Ganzlaubschicht ernähren, verdienen aber auch die kleineren Bodentiere, die sogenannte Mesofauna, Beachtung: in der Ganzlaubschicht leben 6468 Ind/m^2 , das sind 21 Ind./g trockene Streu, ihre Biomasse beträgt 239 mg/m^2 . Einen Anteil an der Streuzersetzung dürfte bei dieser Tiergruppe nur ein Teil der Oribatidenpopulation haben (Teil II der Dissertation).

4.2.2 Die Halblaubschicht

Die Halblaubschicht hat ein größeres Gewicht (490 g/m^2) als die Ganzlaubschicht und keine signifikanten jahreszeitlichen Schwankungen.

Wie in Abschnitt 4.1.1 besprochen, ist die "Lebensdauer" der Halblaubschicht länger (156 - 261 Tage) als die der Ganzlaubschicht (96 Tage), was sicher mit der Abnahme der mechanischen Zerkleinerung und der Zunahme der chemischen Zersetzungs Vorgänge zusammenhängt:

Mechanische Zerkleinerung durch Trocken- und Regenzeit sind in der Halblaubschicht geringer, da die Streupartikel bereits kleiner sind (siehe 3.3.2) und aneinander festkleben. Auch liegt die Halblaubschicht unter der Ganzlaubschicht und ist dadurch vor den größten Witterungseinflüssen geschützt. Allerdings wächst in die Halblaubschicht bereits das dichte Netz der Oberflächenwurzeln der Pflanzen ein und bricht die Partikel weiter auf. Einen ähnlichen, wenn auch schwächeren Effekt dürften die Pilzfäden haben, die die Halblaubschicht in den feuchten Monaten durchziehen.

Durch die fortgeschrittene Zerkleinerung und die damit verbundene Oberflächenvergrößerung der Streupartikel kann nun die chemische Zersetzung voll wirksam werden. Diese chemische Umsetzung des toten Pflanzenmaterials ist in hohem Maße von der Aktivität von Bakterien und Pilzen abhängig; Tiere spielen dabei nur eine geringe Rolle (Jensen, 1974). Bakterien und Pilze beginnen zwar schon am lebenden und frisch gefallenem Blatt mit der Zersetzung; aber wenn die stärker zerkleinerten Streupartikel in die Halblaubschicht absinken, dann tritt eine Vermehrung der für tiefere Streu- und Humusschichten typischen Pilz- und Bakterienarten ein, die die Streu durch weitere Zersetzung von Zellulose und Lignin immer mehr in Rohhumus überführen (Jensen, 1974). Wenn auch die Tiere an der chemischen Umsetzung selbst nur geringen Anteil haben, so ist andererseits eine Zersetzung ohne sie nicht oder nur sehr langsam möglich (Edwards and Heath 1963; Jensen 1974). Aber verglichen mit der Ganzlaubschicht ändert sich die tierische Aktivität:

Reine Erstzersetzer wie *Oxobolus* meiden verpilzte Streu, werden also ihre Nahrung nicht in der Halblaubschicht suchen. Von der Mesofauna leben zwar mehr Tiere pro Quadratmeter in der Halblaubschicht (10797 Ind/m^2) als im Ganzlaub; aber berechnet auf das Streugewicht sind das 22 Ind/g trockene Streu, also kaum mehr als in der Ganzlaubschicht, in der 21 Ind/g leben. Die wichtigsten Gruppen sind die Enchytraeiden und die Oribatiden (Teil II der Dissertation). Die Folgezersetzer, die in dieser Schicht überwiegen, tragen dazu bei, die Streupartikel immer weiter zu verdauen und für die weitere chemische Umsetzung zugänglich zu machen.

4.3 Vergleich der Quercus- und Guatteriablätter und ihrer Zerfallszeiten

Daß sich die Zerfallszeiten von Quercus- und Guatteriablättern in der Trockenzeit nicht signifikant voneinander unterscheiden, Quercus aber in der Regenzeit sehr viel schneller zerfällt als in der Trockenzeit und auch als Guatteria in der Regenzeit, liegt an den unterschiedlichen chemischen und physikalischen Eigenschaften der Blätter (siehe 2.6.1) und ihrem dadurch unterschiedlichen Verhalten gegenüber Austrocknung und Regen:

Die Austrocknung der Blätter in der Trockenzeit begünstigt zwar ihre nachfolgende Zerkleinerung in der Regenzeit (siehe 4.2.1); auf die Zersetzungs Vorgänge selbst aber wirkt sie hemmend; denn das Wachstum der Bakterien und vor allem der Pilze ist in den trockenen Monaten geringer, und auch die Anzahl der Tullgrentiere hat ihr Minimum in der Trockenzeit (Teil II der Dissertation).

Zerfallsmessungen in der Trockenzeit beginnen deshalb mit einer für die Zersetzung weniger wirksamen Periode. Daß sich das bei Quercus nicht immer deutlich zeigt, liegt wohl daran, daß die Blätter durch das Austrocknen bereits brechen, was als Flächenabnahme in den Kurven zum Ausdruck kommt (Abb. 1, Kurve 3a). Guatteriablätter dagegen mit ihrer lederartigen Beschaffenheit brechen nicht so leicht, was sich in den Kurven darin zeigt, daß die Flächenabnahme in den ersten 60 Tagen geringer ist als nachher (Abb. 2, Kurve 3a).

Auch in der Regenzeit machen sich die unterschiedlichen Eigenschaften der Blätter der beiden Arten bemerkbar: Guatteriablätter widerstehen durch ihre zähe Oberfläche dem Regen länger; die dünnen Quercusblätter dagegen werden leichter von Tropfen erschlagen, aufgeweicht oder sonstwie beschädigt.

Die Blätter zerfallen um über 100 Tage schneller als bei den vor der Trockenzeit begonnenen Serien, oder, besser gesagt, der hemmende Einfluß der Trockenzeit macht sich nicht bemerkbar, und der die Zersetzung fördernde Einfluß der Regenzeit wird gleich wirksam, was bei Guatteria nicht der Fall ist.

4.4

Vergleich der verschiedenen Markierungsmethoden

Alle von mir verwendeten Markierungsmethoden haben neben der leichten Durchführbarkeit den Vorteil, daß die Blätter in ihrer natürlichen Umgebung bleiben und mit anderen Blattarten vermischt sind. Der von Bernhard-Reversat (1972) gefundene Effekt, daß Streu, bestehend aus nur einer Laubart, langsamer zerfällt, wurde damit ausgeschaltet.

Welche der Markierungsmethoden vorzuziehen ist, muß von Fall zu Fall entschieden werden.

Die Fadenmarkierung erfordert den größten Aufwand zu Beginn des Versuches, hat aber den Vorteil, daß der Zerfall bestimmter Blätter verfolgt werden kann. Sie läßt sich nach Bedarf noch verfeinern, indem man durch verschiedenfarbige Fäden und unterschiedliche Knotenanzahl die Blätter individuell markiert.

Die Verwendung "natürlich markierter" Blätter besticht durch die Einfachheit der Methode, läßt sich aber gerade bei tropischen Bäumen mit ihren oft über längere Zeiträume ausgedehnten Blattfall nur selten anwenden. Es wird dabei zu Anfang ein langsamerer Zerfall vorgetäuscht; die ganze Kurve verschiebt sich nach rechts, wie das andeutungsweise auch in Abb. 1, Kurve 1 zu sehen ist.

Die Abtrennung der Blätter durch ein Netz ist eine gute und zuverlässige Methode ohne zu großen Arbeitsaufwand. Die Blätter liegen dabei wie auch bei den anderen Methoden völlig frei und vermischt mit Blättern anderer Arten, und trotzdem sind sie von später fallendem Laub der gleichen Arten vollständig getrennt. Da die Netze groß sind und auch mehrere aufgespannt werden können, steht immer genügend Blattmaterial für Untersuchungen zur Verfügung.

Die sonst häufig angewandte Methode, Falllaub in Netzbeuteln mit verschiedener Maschenweite auf dem Waldboden auszulegen, wurde nicht angewandt, da der Zerfall durch den "Schutz" der Blätter in den Netzen stark herabgesetzt wird (Bocock and Gilbert 1957, Madge 1965, Malaisse et. al. 1975, Witkamp and Olson 1963).

4.5 Vergleich der nach den verschiedenen Methoden ermittelten Zerfallszeiten

Gemessen als Flächenabnahme zerfallen Quercusblätter im Mittel in 261 Tagen und Guatteriablätter in 332 Tagen (Tabelle 6). Da sich die Zerfallskurven der beiden Arten nicht signifikant voneinander unterscheiden, können als Mittelwert 297 Tage angenommen werden.

Die nach Nye (1961) ermittelte Zerfallszeit für das Laub der Streuschichten liegt bei 234 Tagen (Tabelle 4) also um 63 Tage niedriger als die der beiden Laubarten. Wenn auch der Unterschied nicht größer ist als der zwischen Quercus und Guatteria, so soll hier doch auf eine mögliche Ursache dieses Unterschiedes kurz eingegangen werden.

Bei der Bestimmung der Zerfallszeit nach Nye wird in einer einmaligen Berechnung die Menge von Laub am Boden zu der Menge an Fallaub in Beziehung gesetzt; dabei werden alle Laubpartikel der beiden Streuschichten gewogen, egal ob sie frisch in die Streu gekommen sind oder schon Monate dort liegen. Zudem wird außer acht gelassen, daß ein Teil des Inputs laufend durch Tierfraß, Veratmung etc. aus dem Kreislauf verschwindet, d.h. nicht mehr gewogen werden kann. (siehe auch 4.1.1).

Die Zerfallsmessung der einzelnen Blattarten dagegen beruht auf einem völlig anderen Meßprinzip: hier wird in regelmäßigen Messungen die Verminderung der Fläche registriert, zum Ausgangswert (100 %) in Beziehung gesetzt und mit Hilfe der Regressionsgerade der Zeitpunkt ermittelt, zu dem das Blatt die Fläche Null hat, also total verschwunden ist.

Will man die beiden Meßmethoden vergleichen, so muß bei der Nye'schen Berechnung der Anteil an Laub berücksichtigt werden, der während des Zerfalls verschwindet. Diese Abschätzung wurde in Abschnitt 4.1.2 vorgenommen. Die Zerfallszeit des Laubanteiles der beiden Streuschichten erhöht sich dann auf 234 - 330 Tage und liegt damit ziemlich genau in dem Bereich, in dem auch die Zerfallszeiten von Quercus und Guatteria liegen.

4.6 Vergleich der Zerfallszeiten mit denen anderer tropischer Wälder

In Tabelle 7 sind die Zerfallszeiten von Laub und Streu verschiedener tropischer Wälder aufgeführt.

Bei allen, in Tabelle 7 aufgeführten, Zerfallszeiten erfolgte die Berechnung, indem die Menge des Streu- bzw. Laubfalles zu der am Boden liegenden Streu- bzw. Laubmenge in Beziehung gesetzt wurde. Wo dies nicht schon in den Arbeiten angegeben war, wurden die Originaldaten nach der Nye'schen Formel umgerechnet. Eine Ausnahme machen nur die beiden Arbeiten von Cruz-Acosta (1964) und Bernhard-Reversat (1972), bei denen Laub bzw. Streu in Netztüten ausgelegt und der Zerfall durch wiederholte Wägungen des Gewichtsverlustes bestimmt wurde.

Neben den geographischen und klimatischen Unterschieden, auf die weiter unten eingegangen wird, muß auch bedacht werden, daß die Sammelmethoden von Arbeit zu Arbeit schwanken. So wurde in einigen Wäldern zwar der Streufall regelmäßig gemessen, der Bestand von Laub bzw. Streu am Boden aber nur ein oder wenige Male.

So stammt der Bestandeswert von Streu am Boden, der den Berechnungen von Nye (1961) zugrundeliegt, aus einer einmaligen Sammlung im Januar. Das kann nur zu korrekten Ergebnissen führen, wenn der Bestand das ganze Jahr über gleich ist, was aber selten der Fall ist.

Der Wert von Cruz-Acosta (1964) wurde zwar der Vollständigkeit halber angegeben, kann aber nicht als Vergleichswert dienen, da sich der Untersuchungszeitraum nur über 40 Tage erstreckte und die Abnahme des Gewichts (und nach dieser Methode wurde hier gearbeitet, siehe oben) in den ersten Wochen wesentlich höher ist als nachher (Bernhard-Reversat, 1972 und Abschnitt 3.6.2).

Die niedrigsten Zerfallszeiten stammen aus latein-amerikanischen und afrikanischen Tieflandwäldern;

etwas höher liegt die Zerfallszeit im Bergregenwald (diese Arbeit) und weit höher als die anderen Werte liegt die Zerfallszeit von 568 Tagen, die Jenny (1949) für einen Bergwald in Kolumbien angibt. Bei den relativ hohen Werten von Bernhard-Reversat (1972) muß berücksichtigt werden, daß sie nach einer anderen Methode gewonnen wurden (siehe S. 47).

Wie aus Tabelle 7 ersichtlich, nehmen die Zerfallszeiten zu, je höher die Wälder liegen. Dies hat seine Ursache in den Klimaveränderungen, die mit zunehmender Höhenlage stattfinden: in Tieflandwäldern sind die Schwankungen der Temperatur und Feuchtigkeit immer relativ gering; in Wäldern höherer Lage gibt es bereits tageszeitliche Temperaturerniedrigungen und Feuchtigkeitsabnahmen und dieser Effekt verstärkt sich mit zunehmender geographischer Höhe. In Seacté treten außerdem jahreszeitliche Temperaturschwankungen hinzu d.h. der Zerfall dürfte sich in den kälteren Monaten von Dezember bis Februar verlangsamen.

In tropischen Wäldern, in denen das Gros der Streu durch Bakterien und Pilze zersetzt wird, sind gleichmäßig hohe Temperaturen und Feuchtigkeit Vorbedingung für eine rasche Zersetzung, und jede Verminderung dieser beiden Faktoren hat eine verzögerte Zerfallszeit zur Folge. In Wäldern gemäßigter Breiten dagegen, in denen das gesamte Streumaterial durch Bodentiere zu Humus umgewandelt wird, kann der Streuabbau mehrere Jahre dauern. Mit zunehmender geographischer Höhe nähert sich das Klima in tropischen Ländern dem der gemäßigten Breiten. Verbunden damit nimmt die Rolle der Pilze und Bakterien bei der Streuzersetzung ab, und die Bodentiere gewinnen an Bedeutung.

Tabelle 7 Zerfallszeiten von Laub und Streu in lateinamerikanischen und afrikanischen Wäldern (Erläuterungen im Text, Abschnitt 4.6)

Autor	Jahr	Land	Höhe (m)	Temp. (°C)	Niederschläge (mm)	Zerfallszeit (Tage)	Material
<u>LATEINAMERIKA:</u>							
<u>a) Tieflandregenwald:</u>							
Klinge	1972	Brasilien			2400	119	Streu
(1) Jenny et al.	1949	Kolumbien (Calima)	30	27	9000	179	Laub
Cornforth	1970	Trinidad	70-200	26	1800	215	Streu
<u>b) Bergregenwald:</u>							
diese Arbeit		Guatemala	700-1000	18	2800	252	Streu
c) Bergwald:						234	Laub
(2) Jenny et al.	1949	Kolumbien (Chinchiná)	1500	21-22	2800	568	Streu
Cruz Acosta	1964	Costa Rica	1980	12-24	2000-4000	(70)	Laub
<u>AFRIKA</u>							
<u>a) Tieflandregenwald:</u>							
Nye	1961	Ghana			1600	77	Streu
Laudelot and M.	1954	Zaire	360	25	1700	115	Streu
Hopkins	1966	Nigeria			2000	73-183	Laub
Bernhard-R.	1972	Elfenbeinküste			2100	150-270	Streu

Die längere Zerfallszeit in höheren Lagen hat demnach sowohl klimatische als auch biologische Gründe. Neben Klima und Bodenorganismen kann die Geschwindigkeit des Streuzerfalls u. a. noch abhängen vom Wechsel von Trocken- und Regenzeit (Hopkins, 1966; Madge, 1965; Malaisse et al., 1975), von der Lage, ob am Hang oder im Tal (Bernhard-Reversat, 1972) und vom Kohlenstoff-Stickstoffgehalt der Blätter (Ewel, 1968 und Abschnitt 3.6.1). Ewel, der im Tiefland von Ostguatemala Untersuchungen in Sekundärbeständen durchführte, stellte auch fest, daß die Zunahme von pH, Temperatur, Feuchtigkeit und Gehalt an wasserlöslichen Stoffen in den Blättern die Zersetzung beschleunigen, während die Zunahme von Lignin, Wachs, Cellulose und Hemicellulose den Zerfall verzögern.

Die Zerfallszeiten für Laub und Streu in afrikanischen Regenwäldern sind denen der lateinamerikanischen Wälder relativ ähnlich, liegen aber, mit Ausnahme des Wertes von Bernhard-Reversat (siehe oben), etwas niedriger. Es könnte sein, daß dies auf den Einfluß von Termiten zurückzuführen ist:

Lee and Wood (1971) geben an, daß in Afrika neben holzfressenden Termiten auch streufressende Arten häufig sind und beim Abbau des pflanzlichen Materials eine ähnliche Rolle spielen wie Bakterien und Pilze, da sie in der Lage sind, Hemicellulose, Cellulose und zum Teil sogar Lignin zu verdauen. Ihr Anteil am Streuumsatz dürfte nach Lee and Wood (1971) und Malaisse et al. (1975) nicht unerheblich sein. In Arbeiten über Wälder der neuen Welt dagegen werden Termiten zwar immer wieder erwähnt; aber gleichzeitig wird betont, daß sie entweder in sehr geringen Mengen vorkommen oder, auch wenn sie zahlreich sind, sich ihre Aktivität auf die Zersetzung von Holzteilen beschränkt. An der Zersetzung von Laub, dem Hauptbestandteil der Streu, haben sie keinen nennenswerten Anteil (Allee, 1926; Beck, 1971; Ewel, 1968; Williams, 1941 und Teil II der Dissertation).

5 ZUSAMMENFASSUNG

In einem primären Bergregenwald im NO Guatemalas wurden von Januar 1975 bis Juli 1976 die Zerfallszeiten von Feinstreu und Fallaub, von der gesamten organischen Bodenauflage und von zwei häufigen Laubarten nach verschiedenen Methoden bestimmt.

I) Bestimmung der Zerfallszeiten von Feinstreu und Falllaub und von der gesamten organischen Bodenauflage nach der Berechnung von Nye (1961)

Die Streu- und Laubfallwerte dafür wurden von Kunkel-Westphal und Kunkel (im Druck) zur Verfügung gestellt. Die Streuschichten und die Humusauflage wurden von Januar bis Dezember 1975 monatlich gewogen. Dabei wurde in folgende Bodenschichten unterteilt: die ohenauf liegende Ganzlaubschicht, die darunter liegende Halblaubschicht und Humus. Von den beiden Streuschichten (Ganzlaub- und Halblaubschicht) wurden außerdem der Laubanteil und die Partikelgröße der Laubteile bestimmt:

Der Laubanteil der Ganzlaubschicht beträgt 65 %, die durchschnittliche Größe der Laubpartikel 32 cm^2 . Die Halblaubschicht hat einen Laubanteil von 66 %, mit einer durchschnittlichen Partikelgröße von 7 cm^2 . Der Rest der Streuschichten besteht aus kleinen Holzteilen, Blüten, Früchten, Moos und Rinde.

Die Zerfallszeit für die Ganzlaubschicht beträgt nach der Nye'schen Berechnung 96 Tage, für ihren Laubanteil 88 Tage. Die Gesamtstreu (Ganz- und Halblaubschicht) hat eine Zerfallszeit von 252 Tagen, ihr Laubanteil zerfällt in 234 Tagen. Für die gesamte organische Bodenauflage wurde eine Zerfallszeit von 8,3 Jahren errechnet.

II) Zerfallszeiten der Blätter von Quercus und Guatteria

Diese Laubsorten wurden gewählt, da Quercus und Guatteria zu den dominanten Bäumen im Wald von Seacté gehören. Die Zerfallszeiten wurden durch Messungen des Flächenverlustes und des Gewichtsverlustes bestimmt. Alle Messungen wurden an frei auf dem Boden liegenden Blättern durchgeführt. Bei den Flächenverlustmessungen wurden drei verschiedene Blattmarkierungsmethoden ausprobiert und die Zerfallszeiten der verschiedenen Meßserien miteinander verglichen.

a) Zerfallszeiten von Quercus- und Guatteriablä- tern, gemessen als Flächenabnahme

Die mittlere Zerfallszeit beträgt für Quercus 261 Tage, für Guatteria 332 Tage; die Unterschiede sind nicht signifikant.

Guatteriablätter zeigten keine unterschiedlichen Zerfallszeiten, egal ob sie zu Beginn der Trocken- oder der Regenzeit ausgelegt wurden. Quercusblätter dagegen, die während der Regenzeit ausgelegt wurden, zerfielen signifikant schneller (181 Tage) als solche, die kurz vor Beginn der Trockenzeit ausgelegt wurden (291 - 310 Tage).

b) Zerfallszeiten von Quercus- und Guatteriablä- tern, gemessen als Gewichtsabnahme

Die Gewichtsverlustmessungen mußten abgebrochen werden, als die Blätter noch 40 % ihres Ausgangsgewichtes hatten; die Messungen zeigen also nur die erste Hälfte des Zerfalles. Durch Extrapolation aus den Regressionsgeraden dieser Zer-

fallsmessungen läßt sich eine Gesamtzerfallszeit von 220 Tagen für Quercus und 260 Tagen für Guatteria errechnen. Die Unterschiede zwischen den Zerfallszeiten der beiden Arten sind nicht signifikant. Wohl aber unterscheiden sich die durch Flächenverlustmessungen erhaltenen Zerfallszeiten mit durchschnittlich 297 Tagen signifikant von denen, die durch Gewichtsverlustmessungen (240 Tage) gewonnen wurden. Da aber der Endpunkt des Zerfalls der gleiche sein muß, egal ob er durch Wägung oder Flächenmessung bestimmt wird (denn eine vorhandene Fläche muß auch wägbare sein) und die Gewichtsverlustmessungen frühzeitig abgebrochen werden mußten (siehe oben), kann daraus geschlossen werden, daß der Gewichtsverlust der Blätter in den ersten Monaten wesentlich rascher verläuft als der Flächenverlust.

Für Quercus- und Guatteriablätter wurde auch der Herbivorenfraß am lebenden Blatt bestimmt; er beträgt 1 % der gesamten Blattfläche.

SUMMARY

Litter decomposition was studied in a primary montane rain forest in north-eastern Guatemala from January 1975 to July 1976. The rates of decomposition of litter, leaf litter, the total amount of organic matter on the forest floor and of leaves of two tree species were determined by various methods.

I) Determination of decomposition rates of leaf litter, litter and of the total amount of organic matter on the forest floor by the equation of Nye (1961)

Data of leaf litter and litter fall were made available by Kunkel-Westphal and Kunkel (in press). Litter and humus on the forest floor were weighed every month from January to December 1975. They were subdivided into three layers: the uppermost layer, still containing entire leaves, the following one with leaf fragments, and humus. Additionally in the two litter layers ('entire-leaf' layer and 'leaf-fragment' layer), the percentage of leaves and the dimensions of leaf particles were determined: The entire-leaf layer consisted of 65 % leaves, the average dimension of the leaf particles being 32 cm^2 . The leaf-fragment layer was made up of 66 % leaves, the leaf particles having an average dimension of 7 cm^2 . The rest of the litter layers consisted of small wood particles, flowers, fruits, moss and bark.

According to the equation of Nye, the rate of decomposition for the entire-leaf layer is 96 days and 88 days for its leafage part.

The two litter layers (entire-leaf layer and leaf-fragment layer) have a decomposition rate of 252 days and its leafage part one of 234 days.

The rate of decomposition of the total amount of organic matter on the forest ground was calculated to be 8.3 years.

II) Decomposition rates of leaves of Quercus and Guatteria

Leaves of these species were chosen because Quercus and Guatteria are two of the dominant trees in the forest of Seacté. To determine the rate of decomposition of the leaves lying openly on the forest ground, the loss of surface area as well as weight was measured.

Three different methods of marking the leaves - when measuring the loss of surface area - were tried and the results of the different series of sampling were compared with each other.

a) Rates of decomposition of leaves of Quercus and Guatteria, measured as loss of surface area

The mean rate of decomposition is 261 days for Quercus and 332 days for Guatteria. There is no significant difference between the decomposition of the two species.

Guatteria leaves did not decompose at differing rates whether they were laid out at the beginning of the dry season or of the rainy season. Quercus leaves, on the other hand, decomposed significantly more rapidly (181 days) when laid out during the rainy season, than when laid out shortly before the beginning of the dry season (291 - 310 days).

b) Rates of decomposition of leaves of Quercus and Guatteria, measured as loss of weight

The measurements of weight loss had to be interrupted when the leaves still had 40 % of their original weight. They only showed the first half of decomposition. Extrapolating from the regression lines of these measurements, rates of decomposition of 220 days for Quercus and of 260 days for Guatteria have been calculated. The difference between the rates for these two species is not significant, but the rates obtained by measurement of loss of surface area (297 days on the average) differ significantly from those obtained by measurement of weight loss (240 days on the average). Since decomposition must reach an identical end point whether determined by weighing or by measuring surfaces (for a leaf surface also has to have a weight) and since the measurements of weight loss had to be ended too early, one can only conclude that weight loss during the first months is much more rapid than the loss of surface area.

In leaves of Quercus and Guatteria, the loss by phytophages was also investigated: it is 1 % of the total surface area of the leaves.

6

VERWENDETE LITERATUR

- Allee, W. C.: Distribution of animals in a tropical rainforest with relation to environmental factors
Ecology Vol. VII, Nr. 4, 445 - 468, 1926
- Beck, L.: Bodenzoologische Gliederung' und Charakterisierung des amazonischen Regenwaldes
Amazoniana III, I, 69 - 132, Kiel, Sept. 1971
- Bernhard-Reversat, F.: Décomposition de la litière de feuilles en forêt ombrophile de basse Cote-d'Ivoire
Oecol. Plant., 7 (3), 279 - 300, 1972
- Bocock, K. L. and O. J. W. Gilbert: The disappearance of leaf litter under different woodland conditions
Plant and Soil IX, No. 2, 179 - 185, Dec. 1957
- Brauns, A.: Praktische Bodenbiologie
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1968
- Bray, J. R.: Primary consumption in three forest canopies
Ecology, 45, 165 - 167, 1964
- Bray, J. R. and Eville Gorham: Litter production in forests of the world
Advances in Ecol. Research, 2, 101 - 157, 1964
- Cornforth, I. S.: Leaf-fall in a tropical rain forest
J. of appl. Ecol., 7, 603 - 608, 1970
- Cruz Acosta, A.: A preliminary study of organic detritus in a tropical forest ecosystem
Rev. Biol. Trop., 12 (2), 175 - 185, 1964
- Dunger, W.: Über die Zersetzung der Laubstreu durch die Boden-Makrofauna im Auenwald
Zool. Jahrb., Abt. für Syst., Ökol. und Geographie der Tiere, Band 86, Heft 1 und 2, 139 - 180, 1958

- Edwards, P. J.: Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea
J. Ecol., 65, 971 - 992, 1977
- Edwards, C. A. and G. W. Heath:
The role of soil animals in breakdown of leaf material
in: Soil Organisms, Eds.: J. Doeksen and J. van der Drift, 76 - 84,
North-Holland Publ. Comp. Amsterdam, 1963
- Ewel, J. J.: Dynamics of litter accumulation under forest succession in Eastern Guatemalan Lowlands
Thesis, University of Florida, 1968
- Harley, J. L.: Fungi in ecosystems
J. of appl. Ecology, Vol. 8, No. 3, 627 - 642, 1971
- Holdridge, L. R., W. C. Grenke, W. H. Hatheway, T. Liang and J. A. Tosi jr.:
Forest environments in tropical life zones. A pilot study.
Oxford, Pergamon Press, 1971
- Hopkins, B.: Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria IV. The litter and soil with special reference to their seasonal changes
J. of Ecology, 54, 687 - 703, 1966
- Jenny, H., S. P. Gessel and F. T. Bingham:
Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions
Soil Science, Vol. 68, 419 - 432, 1949
- Jensen, V.: Decomposition of angiosperm tree leaf litter
in: Biology of plant litter decomposition, Eds.: C. H. Dickinson and G. J. F. Pugh, Vol. 1, 69 - 104
Academic Press, London and New York, 1974
- Klinge, H.: Biomasa y materia organica del suelo en el ecosistema de la pluviselva Centro-Americana
IV. Congreso Latino Americano y II Reunion Nacional de la Ciencia del Suelo. 1972

- Knapp, R.: Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika und den Hawai-Inseln
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart,
1965
- Kühnelt, W.: Bodenbiologie
Verlag Herold, Wien, 1950
- Kunkel-Westphal, I. und P. Kunkel:
Litter fall in a primary forest of
the Alta Verapaz, North-Eastern
Guatemala, with special reference
to leaf shedding of some frequent
tree species.
J. Ecol., in Druck
- Laudelot, H. et J. Meyer:
II. 3. - Les cycles d'éléments
minéraux et de matière organique
en forêt équatoriale congolaise
Trans. 5th Int. Congr. Soil Science,
2, 267 - 272, 1954
- Lee, K. E. and T. G. Wood:
Termites and soils
Academic Press, London and New York,
1971
- Macfadyen, A.: The contribution of the microfauna
to total soil metabolism
in: Soil Organismus, Eds.: J. Doeksen
and J. van der Drift, North-Holl.
Publ. Comp., Amsterdam, 1963
- Madge, D. S.: Leaf fall and litter disappearance
in a tropical forest
Pedobiologia, Bd. 5, 273 - 288, 1965
- Malaisse, F., R. Freson, G. Goffinet and M. Malaisse-
Mousset:
Litter fall and litter breakdown in
Miombo
in: Ecological Studies 11, Tropical
Ecological Systems, Eds.: F. B. Golley
and E. Medina
Springer Verlag, New York, Heidel-
berg, Berlin, 1975
- Negisi, K., T. Satoo and K. Yagi:
A method for the rapid measuring of
leaf areas
J. Japan. Forest. Soc., 39, 380 -
384, 1957

- Nye, P. H.: Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest
Plant and Soil XIII, No. 4, 333 - 346, Jan. 1961
- Odum, E. P.: Preliminary estimates of insect grazing of forest tree-leaves (Pre-irradiation Period).
Report on the El Verde Rain Forest Irradiation Study, Ed. H. T. Odum University of Puerto Rico, Mayaguez, 1964
- Reichle, D. E.: Energy and nutrient metabolism of soil and litter invertebrates
in: Productivity of forest ecosystems, Ed.: P. DuVigneaud, Unesco Paris, 1971
- Schaller, F.: Die Unterwelt des Tierreiches
Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1962
- Wiegert, R. G., D. C. Coleman and E. P. Odum: Energetics of the litter-soil sub-system
in: Methods of study in soil ecology, Ed. J. Phillipson, Unesco, 1970
- Williams, E. C. jr.: An ecological study of the floor fauna of the Panama rain forest
Bull. Chicago Acad. Sc., Vol. 6, No. 4, Aug. 1941
- Witkamp, M.: Microbial populations of leaf litter in relation to environmental conditions and decomposition
Ecology, Vol. 44, No. 2, 370 - 377, 1963
- Witkamp, M.: Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora and microbial respiration
Ecology, Vol. 47, No. 2, 194 - 201, 1966 a
- Witkamp, M.: Macroflora, Mycoflora and soil relationships in a pine plantation
Ecology, Vol. 47, No. 2, 238 - 244, 1966 b

- Witkamp, M. and J. S. Olson:
Breakdown of confined and noncon-
fined oak litter
Oikos, 14:II, 138 - 147, 1963
- Witkamp, M. and J. van der Drift:
Breakdown of forest litter in
relation to environmental factors
Plant and Soil, XV, No. 4, Dez.
1961

TEIL I I

QUANTITATIVE UNTERSUCHUNGEN DER MESO- UND MAKRO-
FAUNA DES BODENS EINES TROPISCHEN BERGREGENWALDES
IN GUATEMALA, C. A., UND IHRES ANTEILES AN DER
ZERKLEINERUNG DER FEINSTREU

INHALTSVERZEICHNIS

=====

	Seite	
1	EINLEITUNG	1
2	MATERIAL UND METHODEN	4
2.1	Das Arbeitsgebiet	4
2.1.1	Geographische Beschreibung	4
2.1.2	Die Vegetation	4
2.2	Messung der Klimadaten	6
2.2.1	Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit	6
2.2.2	Niederschlagsmenge	6
2.3	Streu- und Laubfall	6
2.4	Laubschichtdicke am Boden	6
2.5	Bestimmung der Populationsdichte und der Biomasse der einzelnen Tiergruppen	7
2.5.1	Bestimmung der Populationsdichte und der Biomasse der Mesofauna mit Hilfe der Tullgrenmethode	7
2.5.1.1	Bestimmung der Populationsdichte	10
2.5.1.2	Bestimmung der Biomasse	11
2.5.1.3	Fehlerabschätzung	12
2.5.2	Bestimmung der Populationsdichte und der Biomasse der Makrofauna durch Probennahme und Handauslese	14
2.5.3	Bestimmung von Populationsdichte und Biomasse der Lumbriciden durch Handverlesen von Humus- und Erdproben	16
2.5.4	Dichte- und Biomassebestimmung von Enchytraeiden und kleinen Schnecken durch Auswaschen und Sieben	17
2.5.5	Dichtebestimmung der großen Diplopoden und Schnecken	18
2.5.6	Bestimmung der Biomasse von Oxobolus	19
2.5.7	Bestimmung der Aktivitätsperiode von Oxobolus	19
2.5.8	Angewandte Statistikverfahren zu Bestimmung der Populationsdichtewerte	20

2.5.8.1	Statistische Auswertung der Tullgrenproben	21
2.5.8.2	Statistische Auswertung der Proben der Handauslese	21
2.5.8.3	Korrelationsanalysen	22
2.6	Bestimmung der aufgenommenen Nahrungsmenge der einzelnen Tiergruppen	22
2.6.1	Bestimmung der aufgenommenen Nahrungsmenge von Oxobolus	22
2.6.2	Bestimmung der aufgenommenen Nahrungsmenge aller anderen Tiergruppen	24
2.7	Gesamtfehlerabschätzung für die Berechnung des Energieverbrauches der Bodenfauna	26
3	ERGEBNISSE	28
3.1	Klima und Boden	28
3.1.1	Klimadaten	28
3.1.2	Streu und Laub	28
3.1.3	Die einzelnen Bodenschichten	31
3.1.4	Die Laubschichtdicke am Boden	32
3.1.5	Korrelationen der Umweltfaktoren untereinander	33
3.2	Die einzelnen Tiergruppen der Bodenfauna	35
3.2.1	Lumbricidae	37
3.2.2	Enchytraeidae	41
3.2.3	Diplopoda	44
3.2.3.1	Oxobolus n. spec.	44
3.2.3.2	Diplopoda der Tullgren- und Handauslese	50
3.2.4	Gastropoda	57
3.2.5	Insektenlarven	61
3.2.6	Acari	68
3.2.7	Collembola	82
3.2.8	Aperygote Insekten ohne Collembolen	88
3.2.9	Blattodea	93
3.2.10	Coleoptera	97
3.2.11	Isopoda	110

	Seite
3.2.12 Grylloidea	115
3.2.13 Chilopoda	117
3.2.14 Arachnida ohne Acari	123
3.2.15 Restgruppen	131
3.2.16 Isoptera	133
3.2.17 Formicoidea	134
3.2.18 Nematoda	135
3.3 Die Fauna des Waldbodens	136
3.3.1 Die Makrofauna	140
3.3.2 Die Mesofauna	145
3.3.2.1 Die Mesofauna der Ganzlaubschicht	146
3.3.2.2 Die Mesofauna der Halblaubschicht	155
3.3.2.3 Die Mesofauna der Humusschicht	158
3.3.2.4 Die Mesofauna der Lehmschicht	160
3.3.2.5 Die gesamte Mesofauna	162
3.3.3 Der Nahrungsverbrauch der Bodenfauna und ihr Anteil an der Streuumsetzung	169
3.3.3.1 Die Erstzersetzer	172
3.3.3.2 Die Folgezersetzer	173
3.3.3.3 Die Zoophagen	174
4. DISKUSSION	178
4.1 Biomasse und Individuendichte der Boden- fauna in Seacté im Vergleich zu anderen Wäldern	178
4.2 Besonderheiten des Streuabbaus in Seacté im Vergleich zu anderen Wäldern	184
5 ZUSAMMENFASSUNG	191
5 SUMMARY	199
6 VERWENDETE LITERATUR	207

EINLEITUNG

Den in und am Boden lebenden Organismen steht keine frische pflanzliche Nahrung zur Verfügung; sie leben von toten, zu Boden gefallenem Pflanzenteilen und wandeln sie dabei zu Humus um. 88 - 99 % der jährlich von den Pflanzen produzierten Substanz wird auf diese Weise verarbeitet; eine Ausnahme davon machen nur Systeme mit großen Herbivoren (Wiegert, Coleman und Odum, 1970). Ca. 30 % der pflanzlichen Produktion in Wäldern sind große Holzteile wie Stämme und Äste; die restlichen 70 % bestehen aus Blättern, - die wiederum 60 - 76 % ausmachen - aus kleinen Holzteilen, Früchten, Blüten, Moos und Rindenstückchen (Bray and Gorham, 1964). Diese Feinstreu ist relativ gleichmäßig über den Boden verteilt und stellt die Nahrungsgrundlage für Bakterien, Pilze und Bodentiere und zugleich das organische Ausgangsmaterial für die Humusbildung dar (auf die wesentlich langsamere Umsetzung größerer Holzteile zu Humus soll hier nicht eingegangen werden).

Verglichen mit den Herbivoren, die sich von lebender Pflanzensubstanz ernähren, leisten also Humiphage einen um ein Vielfaches höheren Beitrag zur Umsetzung pflanzlicher Materials. In den letzten Jahrzehnten bemüht man sich deshalb in zunehmendem Maße, die Rolle der verschiedenen Organismengruppen beim Streuumsatz kennenzulernen. Klassisches Untersuchungsmaterial sind seit vielen Jahren Milben und Collembolen und auch die gesamte Mesofauna, d. h. die Tiergruppen, die sich mit Berlese-Tullgrentrichtern aus den Streu- und Bodenproben auslesen lassen.

Von den größeren Bodentieren, der sogenannten Makrofauna, wurden Regenwürmer seit ihrer "Entdeckung" durch Darwin immer wieder untersucht, aber quantitative Arbeiten über Tausendfüßler, Asseln, Schnecken und ihr

Anteil am Streuumsatz sind immer noch nicht häufig. Außerdem wird der größte Teil der Arbeiten über Bodentiere an Böden der gemäßigten Zone durchgeführt; quantitative Untersuchungen der tropischen Bodenfauna nehmen im Vergleich dazu einen geringen Raum ein.

Qualitative und quantitative Untersuchungen, allerdings nur der Tullgrenfauna, der verschiedensten tropischen Böden, verdanken wir Schaller (1961, 1963). Ebenfalls die Mesofauna tropischer Böden untersuchten z. B. Strickland (1945), Hüther (1966), Madge (1965), Beck (1963 und 1971), Winter (1963) und Greenslade and Greenslade (1970).

Ausführliche quantitative Untersuchungen der Makrofauna eines Wiesenbodens haben Halffter und Reyes-Castillo (1975) im Norden von Veracruz, Mexico, durchgeführt.

Die Meso- und Makrofauna eines Regenwaldes in Panama untersuchte Williams (1941); allerdings liefen seine Untersuchungen nur während der Trockenzeit.

Eine zusammenfassende Arbeit über die Meso- und Makrofauna eines tropischen Bodens im Hinblick auf ihre Bedeutung für den Streuumsatz liegt noch nicht vor. Diese Arbeit über die Bodenfauna eines Bergregenwaldes in Guatemala möchte damit einen Anfang machen.

Die Untersuchungen fanden in der Zeit von Januar 1975 bis April 1976 statt.

Es wurde versucht, alle wichtigen Gruppen der Bodenfauna quantitativ zu erfassen und ihren prozentualen Anteil an der Zerkleinerung der Streu zu berechnen. Dazu wurden folgende Untersuchungen durchgeführt:

- Auslese der Mesofauna mit Tullgrentrichtern
- Quantitative Erfassung der Makrofauna durch Handauslese von insgesamt 114 m² Bodenfläche
- Zusätzliche Dichtebestimmungen von Regenwürmern, Enchytraeiden, Schnecken und großen Tausendfüßlern
- Bestimmung des Nahrungsverbrauches durch Fütterungsversuche im Labor für eine neue Tausendfüßlerart, *Oxobolus n. spec.*

Die von den streufressenden Bodentieren verbrauchte Nahrung wurde mit der 1975 angefallenen Streumenge verglichen. Dadurch ließ sich abschätzen, wieviel Prozent der Feinstreu durch diese Bodentiere zerkleinert und somit für die weitere Umsetzung zu Humus vorbereitet wird und welcher andere Teil der Feinstreu nicht von Laubfressern zerkleinert, sondern direkt von Pilzen zersetzt wird.

2 MATERIAL UND METHODEN

2.1 Das Arbeitsgebiet

2.1.1 Geographische Beschreibung

Der untersuchte Primärwald liegt im NO Guatemalas, am Nordrand der zentralen Gebirgskette des Landes, die es von O nach W durchzieht. Die geographischen Koordinaten sind $15^{\circ} 30' N$ und $90^{\circ} 30' W$. Die untersuchten Waldflächen auf der Plantage Seacté liegen auf einer Höhe von 700 bis 1 000 m NN und gehören zu einem ziemlich zusammenhängenden, ungefähr 70 km^2 umfassenden Primärwaldblock nordwestlich der Stadt Cobán, der teilweise bis zu 2 000 m ansteigt.

Die Finca Seacté, auf deren Gebiet die Untersuchungen durchgeführt wurden, liegt zwischen Cobán (1 317 m NN) und Cubilquitz (400 m NN) und ist von beiden Orten ca. 20 km entfernt.

Wie im größten Teil Nordostguatemalas so liegt auch unter dem Untersuchungsgebiet eine mächtige Kalkschicht, und das Gebiet weist entsprechende Karstmerkmale auf, wie großenteils unterirdische Wasserabläufe, Grotten und zahlreiche Dolinen. Das Relief ist sehr hügelig mit Hangneigungswinkeln zwischen 20 und 40° . Abgesehen von unbedeckten Kalkfelsen, die aus dem Boden ragen, liegt über dem Gestein eine gelbe, 0 - 4 m mächtige Lehmschicht, die von einer dünnen, 1 - 3 cm starken Humusschicht bedeckt wird. Darüber befindet sich, je nach Jahreszeit, eine mehr oder weniger dicke Streuschicht.

2.1.2 Die Vegetation

Nach der Klassifikation von Knapp (1965) handelt es sich um einen Bergwald mit Eichen der Tierra templada.

Nach Holdridge et al. (1971) ist der Wald als Übergang von tropischem zu subtropischem und von Regen- zu Feuchtwald zu kennzeichnen.

Eine ausführliche Vegetationszusammenstellung, der die folgenden Angaben entnommen sind, wird vorbereitet (Kunkel-Westphal und Kunkel, im Druck).

Die Anzahl der Baumarten im unmittelbaren Untersuchungsgebiet (ca. 1 km²) beträgt mindestens 150, wahrscheinlich aber mehr Arten.

In den von Kunkel-Westphal und Kunkel (im Druck) genauer untersuchten Probestflächen stellen die folgenden sieben Arten, aufgeführt in der Reihenfolge ihrer Häufigkeit, 40 % des Bestandes:

- 1) *Vochysia guatemalensis* (Vochysiaceae)
- 2) *Swartzia spec.* (Leguminosae)
- 3) *Guatteria grandiflora* (Annonaceae)
- 4) *Lonchocarpus rugosus* (Leguminosae)
- 5) *Pterocarpus hayesii* (Leguminosae)
- 6) *Hasseltia spec.* (Flacourticeae)
- 7) *Quercus* (skinneri-Gruppe) (Fagaceae)

Die Bäume mit einem Brusthöhendurchmesser (dbh.)

> 10 cm lassen sich in folgende Höhenstufen gliedern:

11 - 20 m	55 % aller Bäume
21 - 30 m	30 % " "
31 - 40 m	15 % " "

Höhere Bäume bis zu 60 m sind selten. Eine deutlich ausgeprägte Gliederung in Stockwerke besteht nicht.

2.2 Messung der Klimadaten

2.2.1 Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit

Temperatur und Luftfeuchtigkeit wurde mit einem Schreiberhygrometer gemessen. Das Wetterhäuschen stand im Primärwald, direkt im Arbeitsgebiet, auf einer Plattform 50 cm über dem Boden.

2.2.2 Niederschlagsmenge

Die Niederschlagswerte wurden nicht selbst gemessen, sondern sind Mittelwerte aus den Messungen der Wetterstationen von Cobán und Cubilquitz, zwischen denen das Arbeitsgebiet liegt (siehe 2.1.1).

2.3 Streu- und Laubfall

Die Werte wurden mir freundlicherweise von Kunkel-Westphal und Kunkel (im Druck) zur Verfügung gestellt.

2.4 Dicke der Laubschicht am Boden

Die Messung der Laubschichtdicke erfolgte monatlich mit je 50 Einzelmessungen. Dazu wurde mit einem dünnen Stock in zufälliger Verteilung in den Boden gestochen und dann gezählt, wieviele Blätter und Blattbruchstücke mit dem Stab durchgestochen worden waren. Die Messung hat den Nachteil, daß obere und untere Laubschicht nicht, wie das bei den Tullgrenroben geschah (siehe 2.5.1), getrennt erfaßt wurden, hat aber den Vorteil, daß sie leicht und in genügend großer Wiederholung durchgeführt werden kann, so daß sie einen guten Eindruck vom Wechsel der Laubschichtdicke im Jahresablauf vermittelt. Zudem ist die Laubschichtdicke ein guter Index für die Biomasse des Laubes am Boden, da die Blätter proportional zu ihrer Größe getroffen werden.

2.5 Bestimmung der Populationsdichte und der Biomasse der einzelnen Tiergruppen

Die Methoden zur Bestimmung der Populationsdichte der Bodentiere müssen sich soweit nach Größe und Lebensgewohnheiten der Tiere richten, daß eine möglichst vollständige quantitative Erfassung aller Gruppen und Größenklassen gewährleistet ist.

Wichtig dabei ist, daß die Größe der abgesammelten Bodenflächen auf Populationsdichte und Körpergröße der Tiere, und die Tageszeit der Fänge auf die unterschiedliche Aktivitätszeit der Tiere abgestimmt wird.

Tiergruppen, die einen sehr weiten Größenbereich umfassen, wie z. B. Diplonoden, wurden mit verschiedenen Methoden gesammelt. Wie Größenvergleiche zeigten, erhält man mit jeder Methode eine andere Größenklasse. Überlappungen sind geringfügig und wurden bei der Zählung berücksichtigt. Als Populationsdichte wurde dann die Summe der mit den einzelnen Methoden gesammelten Individuen gewertet. Tabelle 1 gibt einen Überblick über die bearbeiteten Tiergruppen und die, für die jeweiligen Gruppen angewandten Sammelmethode.

Im Folgenden werden die verschiedenen Fang- und Sammelmethode beschrieben, die zur Bestimmung der Populationsdichte notwendig waren.

Soweit Wägungen zur Bestimmung der Biomasse durchgeführt wurden, werden sie ebenfalls besprochen.

Eine Fehlerabschätzung der verschiedenen Sammelmethode wurde ebenfalls beigelegt.

2.5.1 Bestimmung der Populationsdichte und der Biomasse der Mesofauna mit Hilfe der Tullgrenmethode

Welche Tiergruppen und Größenklassen mit dieser Methode erfaßt wurden, zeigt Tabelle 1.

Tabelle 1 Auslesemethoden für Tiere verschiedener Körperlängen (mm)

Angegeben sind die Größenbereiche der Tiergruppen (mm), die mit den betreffenden Methoden ausgelesen wurden.

Tiergruppen	Auslesemethoden				
	Tullgren- extraktion	Hand- auslese	Sieben	Boden- auslese	Abbrennen
Lumbriciadae				alle	
Enchytraeidae			alle		
Diplopoda:					
Oxobolus					alle
Andere	1 - 8	> 8			
Gastropoda		11-25	1-10		> 25
Insektenlarven	1 -10	> 10			
Acari	alle				
Collembola	alle				
Apterygota ohne Collembola	alle				
Blattodea		alle			
Coleoptera	< 10	> 10			
Isopoda	< 3	> 3			
Grylloidea		alle			
Chilopoda	< 10	> 10			
Arachnida	< 3	> 3 ^{x)}			
Restgruppen	< 10	> 10			

^{x)} und alle Ricinuli

Von Januar bis einschließlich Dezember 1975 wurden jeden Monat einmal Proben genommen; die Probennahme fand in den Stunden zwischen 9 und 12 Uhr statt. Von einer Probennahme zu anderen Tageszeiten wurde abgesehen, da die kleinen Tiere der Mesofauna die Bodenschichten im allgemeinen nicht verlassen. Um zu klären, ob die einzelnen Tiergruppen jahreszeitliche Unterschiede in der Bevorzugung einer bestimmten Bodenschicht zeigen, wurden von den vier verschiedenen Bodenschichten getrennte Proben und zwar 5 Einzelproben je Schicht genommen.

Es wurde in folgende Schichten unterteilt:

Ganzlaubschicht
Halblaubschicht
Humusschicht
Lehmschicht

Nach welchen Kriterien die Trennung der vier Schichten erfolgte, ist in Abschnitt 3.1.3 erklärt.

Als Flächenmaß dienten runde Probenstecher aus Metall, die bei den Laubproben eine Fläche von 500 cm^2 umgrenzten, bei den dichteren Humus- und Lehmproben 100 cm^2 .

Außer bei den Lehmproben, die immer ca. 5 cm dick waren, richtete sich die Dicke der jeweiligen Probe nach der Schichtdicke. Die Proben wurden in Plastiktüten gefüllt, die Tüten verschlossen und ins Labor gebracht. Meist vergingen von der Probennahme im Wald bis zur Beschickung der Tullgrentrichter 1 bis 2, in Ausnahmefällen 3 Tage. Die Tüten wurden nach der Entleerung gespült, der dabei verwendete Alkohol filtriert und die auf diese Weise gesammelten Tiere zu der betreffenden Probe gegeben.

Bei den Apparaten handelte es sich um normale Tullaren-Trichter, wie sie bei der Firma Burkhard, Rickmansworth, Great Britain, erhältlich sind. Die Beleuchtungsstärke betrug 25 W, die Proben blieben 6 Tage im Trichter. Die Tiere wurden in 70 %igem Alkohol aufgefangen und dann unter dem Binokular ausgelesen.

2.5.1.1 Bestimmung der Populationsdichte

Die Tiere wurden unter dem Binokular nach den verschiedenen systematischen Gruppen unterteilt und gezählt.

Für jede Tiergruppe wurde die Populationsdichte für jeden Monat sowohl für die einzelnen Bodenschichten als auch für die Gesamtpopulation berechnet. Die in den Tabellen angegebenen Monatswerte sind Mittelwerte aus den 5 Einzelproben. Für die Energieabschätzung wurde der Mittelwert der 12 Monatswerte der Gesamtpopulation - der Jahresmittelwert - verwendet.

Die Dichte der Tullgrentiere wird in Individuen pro Quadratmeter angegeben, da bei den größeren Bodentieren (große Diplopoden und Schnecken etc.) nur eine Dichtebestimmung pro Flächeneinheit möglich war und die Werte aller Tiergruppen miteinander vergleichbar sein sollten.

Für die Tullgrenfauna ist es aber ebensogut möglich, die Dichte der Tiere, bezogen auf das Gewicht der jeweiligen Bodenschicht, anzugeben. Diese Methode trägt dem Umstand Rechnung, daß die einzelnen Bodenschichten sehr unterschiedliches Gewicht haben. Es wurde deshalb bei den Tiergruppen der Tullgrenauslese, bei den Enchytraeidae und bei den kleinen Schnecken, zusätzlich die Dichte pro Gramm organische Bodenschicht angegeben. Außerdem ist in Tabelle 47 für jede dieser

Tiergruppen die Dichte pro Gramm Bodenschicht angegeben. Die Berechnung erfolgte mit den Jahresdurchschnittswerten für die betreffende Bodenschicht (siehe Teil I der Dissertation).

Sie betragen:

für die Ganzlaubschicht 300 g/m²,

für die Halblaubschicht 490 g/m²

und für die Humusschicht 8 695 g/m².

(Die Werte sind Trockengewichtsangaben)

Für die Lehmschicht war diese Berechnung nicht möglich, da von dieser Bodenschicht keine Gewichtsbestimmungen durchgeführt wurden.

Da für die Gewichtsbestimmungen der Bodenschichten die getrockneten Tullgrenproben verwendet wurden, dürfte die Berechnung mit diesen Werten zu einer relativ genauen Abschätzung führen.

2.5.1.2 Bestimmung der Biomasse

Die Bestimmung der Biomasse war vor allem für die Energieabschätzung und damit für die Abschätzung der Nahrungsmenge über den Sauerstoffverbrauch notwendig (siehe Abschnitt 2.6).

Bei den meisten Tiergruppen der Tullgrenfauna wurde das Gewicht und damit die Biomasse bestimmt, indem aus besonderen Bodenextraktionen die noch lebenden Tiere mit Essigäther betäubt und dann frisch gewogen wurden.

Eine Ausnahme machen die Milben und Collembolen. Hier wäre eine Wägung zu ungenau gewesen. Nach Dunger (1968) läßt sich aber das Gewicht anhand der Körperlänge der Tiere berechnen. Da das Verhältnis von Körperlänge zu Gewicht für die verschiedenen systematischen Gruppen verschieden ist, wurden die Tiere in folgende Gruppen unterteilt:

Milben:

Oribatiden

Nicht-Oribatiden

Collembolen:

Isotomidae

Entomobryonidae

Poduridae

Sminthuridae

Onychiuridae

Bei der Aufteilung in die verschiedenen systematischen Gruppen wurden die Tiere jeder Gruppe zugleich in folgende Größenklassen unterteilt:

bis 0,5 mm

0,5 mm - 1,0 mm

1,0 mm - 2,0 mm

größer als 2,0 mm

Die der Körperlänge entsprechenden Gewichte für jede Gruppe wurden der Zusammenstellung bei Dunger (1968) entnommen.

2.5.1.3 Fehlerabschätzung

Tropische Böden haben den Vorteil, daß es sich eigentlich nicht um "Boden"-proben im Sinn von dicken tierreichen Humusschichten handelt. Vielmehr leben in tropischen Böden bei weitem die meisten Tullgrentiere (in Seacté 93 %) in Laub und Humus (Schaller, 1960; Greenslade and Greenslade, 1970); der Humus aber besteht nur aus einer dünnen Schicht von lockerem Rohhumus. Sowohl für Rohhumus als auch für Laub fallen viele Probleme weg, die die Extraktion mitteleuropäischer Böden erschweren (Murphy, 1962):

Die Proben sind bei der Probennahme meist gut feucht bis naß und verglichen mit europäischen Böden locker, d. h. die Tiere haben genügend Zwischenräume, in denen sie während der Austrocknungszeit nach unten gelangen können.

Um einen Eindruck über die Wirksamkeit der Tullgren-Extraktion mit tropischen Böden zu gewinnen, wurden vier Rohhumusproben (also dem dichtesten Material der drei organischen Schichten) nach der Tullgrenmethode extrahiert, anschließend wieder befeuchtet und unter dem Stereoskop nach verbliebenen Tieren abgesucht. Dabei zeigte sich, daß mit der Tullgrenextraktion 90 % der Milben, 82 % der Collembolen und 75 % der Myriapoden erfaßt worden waren.

Macfadyen (1953) dagegen hatte für das Gros der Milben nur eine Effektivität der Tullgrenaussortierung von 79 % und für Collembolen von 34 %. Bei Haarlov (1962) betrugen die Werte im Mittel 75 % der Handauslese.

Vergleichbar mit den von mir gefundenen Werten sind die Ergebnisse der Kontrolluntersuchungen, die Brady (1969) durchführte. Er verwendete die gleichen, auch in Seacté verwendeten Tullgrentrichter und prüfte ihre Wirksamkeit, indem er eine bestimmte Anzahl Milben durch sterilisierte und wieder angefeuchtete Proben aus Hühnermist laufen ließ. Er erhielt Wiederfangwerte von 90 % für adulte Milben und von 50 % für Juvenilstadien. Vermutlich sind auch die von Brady verwendeten Proben in der Konsistenz eher mit den Laub- und Rohhumusproben von Seacté zu vergleichen als die festen, schweren Erden mitteleuropäischer Böden, wie sie Macfadyen und Haarlov zur Verfügung standen.

Selbst wenn man berücksichtigt, daß bei der manuellen Nachlese eventuell einige Tiere übersehen wurden, so kann man doch annehmen, daß mit der Tullgrenextraktion im Durchschnitt 75 % der Tiere erfaßt wurden.

2.5.2 Bestimmung der Populationsdichte und der Biomasse der Makrofauna durch Probennahme und Handauslese

Die damit erfaßten Tiergruppen und Größenklassen sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

Von März 1975 bis März 1976 wurden, mit Ausnahme von Mai 1975, jeden Monat Proben genommen, die dann mit der Hand verlesen wurden.

Auf eine Unterteilung der Proben in verschiedene Schichten wurde verzichtet, da die größeren und aktiveren Tiere bereits während der Probennahme von einer Schicht in die andere wechseln können.

Da die aktiveren Gruppen der Makrofauna aber die Bodenschichten kurzfristig, bzw. zu bestimmten Tageszeiten verlassen können (um z. B. in Holz oder unter Steinen Schutz zu suchen), wurden je vier Proben zu folgenden Zeiten genommen:

4.00, 8.00, 12.00, 16.00, 20.00 und 0.00 Uhr.

Die Probennahme erfolgte, wie auch bei den Tullgrenproben, mit einem runden Probenstecher. Da aber mit dieser Methode die größeren Tiere der Bodenfauna gesammelt werden sollten, wurde ein größerer Probenstecher verwendet; die umgrenzte Fläche betrug $4\,000\text{ cm}^2$. Der untere Rand war scharf geschliffen; damit schnitt eine Person die Probe von den umgebenden Bodenschichten ab und soweit in den Boden hinein, daß kein Tier nach außen entweichen konnte. Der Rand des Probenstechers stand dann noch ca. 30 cm über den Boden hinaus. Über den oberen Rand stülpte eine andere Person sofort ein Netz, um auffliegende Tiere, meist Schaben, zu fangen. Sobald keine Tiere mehr aufflogen, wurden Blätter und Humus in einen Sack aus Plastik und Leinwand gefüllt, verschnürt und in ein nahegelegenes Beihilfslabor gebracht. Dort wurden die Proben entweder sofort oder, bei Probennahmen in der Nacht, am nächsten Tag bearbeitet. Dazu wurden auf einem großen

Tisch kleine Portionen des Tüteninhaltes geschüttet und Blatt für Blatt und alles andere Material auf Tiere untersucht. Die Tiere wurden mit Essigäther betäubt und nach Gruppen getrennt. Die Betäubung war nötig, damit die Tiere während der Bestimmung der Biomasse ruhig in der Waagschale blieben. Die Wägung wurde auf einer Apothekeerwaage durchgeführt. Es wurden alle Tiere einer Gruppe gemeinsam gewogen und dann in 70 %igem Alkohol aufbewahrt.

Fehlerabschätzung:

Eine Unterschätzung der Populationsdichte könnte dadurch zustandekommen, daß die Tiere vielleicht aufgeschreckt durch die Tritte auf dem Waldboden fliehen, bevor der Probenstecher aufgesetzt werden kann. Dem wurde soweit wie möglich vorgebeugt, indem die Bewegungen sehr langsam und behutsam ausgeführt wurden und dann der Stecher schnell auf den Boden gesetzt wurde. Da Gänge im Lehm Boden selten sind, ist auch die Gefahr, daß sich Tiere in den Boden zurückziehen, nicht groß. Würmer, bei denen das möglich wäre, wurden mit dieser Methode nicht erfaßt.

Beim anschließenden Verlesen der Proben wurden mit Sicherheit alle größeren Tiere erfaßt; bei sehr kleinen Tieren mag es hin und wieder vorgekommen sein, daß eines übersehen wurde. Um dies zu überprüfen, wurden zwei bereits ausgelesene Proben nach einigen Stunden nochmals ausgelesen. Bei einer Probe wurden dabei noch 2 Ameisen gefunden, was die Gesamtzahl der in dieser Probe gefundenen Tiere von 25 auf 27 und die Biomasse von 495 mg auf 500 mg erhöhte. Bei der anderen Probe wurden das zweite Mal noch zwei Juvenilstadien und 1 Isonode gefunden, was die Zahl von 14 auf 17 und die Biomasse von 4016 mg auf 4036 mg erhöhte. Natürlich schließt diese Prüfung nicht aus, daß nicht noch einmal Tiere übersehen wurden; doch kann man wohl mit Sicherheit annehmen, daß das auf die Biomasse kaum noch einen Einfluß hat. Nachdem die Abschätzung der Nahrungsmenge

sich nach dem Gewicht der Tiere und nicht nach ihrer Anzahl richtet, kann dadurch kein großer Fehler für die weiteren Berechnungen erwachsen.

Man kann annehmen, daß der Anteil der mit dieser Methode erfaßten Tiere nicht unter 90 % der tatsächlich vorhandenen Individuen liegt.

2.5.3 Bestimmung von Populationsdichte und Biomasse der Lumbriciden durch Handverlesen von Humus- und Erdproben

Am 6.6.75, 6.10.75, 14.1.76 und 10.3.76 wurde jeweils eine Probefläche von $0,5 \text{ m}^2$ mit dem Spaten auf eine Tiefe von 30 cm rasch abgestochen, Laub, Erde und Lehm auf eine Plastikfolie gebracht, alles Material von Hand zerkrümelt, Erde und Lehm soweit möglich gesiebt und alles auf Lumbriciden abgesucht.

Zur Bestimmung der Biomasse wurden die Lumbriciden von anhaftenden Erdkrümeln befreit, getrennt nach großen und kleinen Exemplaren auf einer Apothekerwaage gewogen und dann in 70 %igem Alkohol aufbewahrt. Die Gewichtsbestimmung der Lumbriciden geschah unmittelbar nach der Auslese; außerdem ist die Luftfeuchtigkeit in Seacté so hoch, daß man annehmen kann, daß die Würmer bis zur Wägung nicht an Gewicht verloren.

Der Mittelwert aus den vier Untersuchungen wurde als mittlere Populationsdichte verwendet.

Fehlerabschätzung:

Nordström (1972) gibt an, daß Handverlesen von Lumbriciden mindestens die gleichen oder sogar bessere Ergebnisse bringt als Austreiben der Würmer aus dem Boden mit Formaldehydlösung. Er weist ferner darauf hin, daß zwar beim Handverlesen die Tendenz besteht, die Anzahl der kleinen Lumbriciden zu unterschätzen, daß das aber

für die Biomasse nur von geringer Bedeutung ist. Laut Satchell (1970) wurden von einer bestimmten Anzahl von Lumbriciden, die in eine vorher wurmfrei gemachte Erdprobe gebracht wurden, 93 % der Tiere wiedergefunden; berechnet nach Biomasse entsprach das sogar 99 %. In anderen Proben schwankten die Zahlen von 84 bis 90 %, und so kann man annehmen, daß beim Handsammeln wohl nicht mehr als 10 % der Lumbriciden - bezogen auf die Biomasse - übersehen werden.

2.5.4 Dichte- und Biomassebestimmung von Enchytraeiden und kleinen Schnecken durch Auswaschen und Sieben

Von Mai bis Oktober 1975 wurden fünfmal Proben von allen vier Bodenschichten getrennt genommen. Die Laub- oder Erdproben wurden auf ein grobes Sieb gelegt und mit viel Wasser aus einer Gießkanne vorsichtig übergossen. Unter dem Sieb war ein dichter Stoff in einen Holzrahmen gespannt, durch den das Wasser abfloß und auf dem sich die Enchytraeiden und Gastropoden sammelten. Zur Erfassung der Schnecken reichte diese Methode aus. Um die restlichen Enchytraeiden auszutreiben, wurde die Probe auf der Siebunterlage über ein Gefäß mit Wasser gehängt, wobei Sieb und untere Probefläche ins Wasser tauchten. Durch die Austrocknung der oberen Schichten wanderten die Enchytraeiden ins Wasser ab und wurden von dort ausfiltriert, auf ein Filterpapier gelegt und gewogen. Neben der Populationsdichtebestimmung pro Quadratmeter wurde, wie in Abschnitt 2.5.1 dargelegt, auch die Dichte der Tiere pro Gramm organischer Bodenschicht bestimmt.

Fehlerabschätzung:

Wie nachträgliches Handauslesen dreier Proben (1 Laub- und 2 Erdproben) zeigten, verblieben nicht mehr als 3 - 14 % der kleinen Gastropoden und 4 - 16 % der Enchytraeiden in den Proben, daß angenommen werden

kann, daß die Methode eine ca. 80 %ige Ausbeute bringt.

2.5.5 Dichtebestimmung der großen Diplonoden und Schnecken

Bei den großen Diplonoden handelte es sich nur um eine Art, *Oxobolus n. spec.* (siehe Abschnitt 3.2.3.1), bei den Schnecken um Gehäuseschnecken verschiedener Arten.

Um die Populationsdichte größerer Tiere zu bestimmen, muß die Probefläche entsprechend groß sein. Andererseits ist es in tropischen Wäldern nahezu unmöglich, Flächen von etwa 50 m^2 quantitativ nach Tieren abzusuchen, da die Vegetation zu dicht ist und umgestürzte Bäume etc. daran hindern. Aus diesem Grunde wurden die Probeflächen nach Abbrennen der Vegetationsdecke untersucht.

Gelegenheit dazu bot sich, als Indianer am 2.4.75 eine ca. 10 000 qm große Fläche Primärwaldes rodeten. Dazu wurden die Bäume mit Sägen und Äxten gefällt. In wenigen Wochen trocknen die Blätter und Zweige der wirt durcheinander liegenden Bäume soweit aus, daß die Fläche in Brand gesetzt werden kann. Der Boden aber ist durch die darüberliegenden gefällten Bäume mit ihren Ästen gut vor Austrocknung geschützt, so daß sich die Lebensbedingungen für die am Boden lebenden Diplonoden und Schnecken wohl nicht so weitgehend verändern, daß sie das Areal verlassen. Der Zeitpunkt der Brandrodung fällt in die Aktivitätsperiode von *Oxobolus*, so daß man annehmen kann, daß die zu dieser Zeit gezählten Werte der natürlichen Populationsdichte ziemlich gut entsprechen. Am 27.4.75 um 12.00 Uhr wurde das Waldstück in Brand gesetzt. Um Veränderung durch evtl. durchstreifende Tiere auszuschließen, wurde bereits am 28.4.75 um 8.00 Uhr in dem noch schwelenden Areal mit der Zählung begonnen.

Wie bereits bei Voruntersuchungen im Jahr 1974 festgestellt wurde, bleiben Diploboden und Schnecken beim Abbrennen an der Oberfläche. In der Nähe von Steinen und feuchtem Holz überleben sie, zum größten Teil aber verenden sie. Chitinnanzer bzw. Gehäuse bleiben aber soweit intakt, daß man sie leicht zählen und messen kann.

Es wurden 8 voneinander getrennte Areale von 5 - 10 m mit Seilen abgesteckt; sie lagen im Zentrum des Gebietes.

Obwohl die Schnecken und Diploboden meist gut sichtbar in der Asche liegen, wurde doch der Boden jeder Probefläche von zwei Personen, beginnend an der Schmalseite, mit Macheten sorgfältig Stück für Stück durchgekämmt. Morsche Äste und Stämme wurden zerschlagen und ebenfalls durchsucht.

Fehlerabschätzung:

Da die Tiere relativ groß sind, ist die Gefahr, sie bei der Zählung zu übersehen, gering, so daß man annehmen kann, daß die Dichtebestimmung den tatsächlichen Werten sehr nahe kommt und sicherlich 90 % der Tiere erfaßt werden.

2.5.6 Bestimmung der Biomasse von Oxobolus

Die bei der Dichtebestimmung gezählten Tiere konnten nicht gewogen werden, da sie zum Teil verbrannt waren. Deshalb wurden 50 lebende adulte weibliche und männliche Tiere gewogen und das Durchschnittsgewicht davon zur Bestimmung der Biomasse verwendet.

2.5.7 Bestimmung der Aktivitätsperiode von Oxobolus

Da die Dichte von Oxobolus nur einmal im Jahr bestimmt werden konnte (siehe 2.5.5), ihr Anteil an der Zerkleinerung von Fallaub aber beträchtlich ist, so wurden Aktivitäts- und Ruheperioden durch monatliche Zählungen

der aktiv laufenden Tiere festgestellt, um dies bei der Berechnung der jährlichen Nahrungsmenge mit in Betracht ziehen zu können.

Von Mai 74 bis April 76 wurde jeden Monat einmal eine Zählung aller auf dem Weg von der Station zum Arbeitsplatz gesehenen Oxobolus durchgeführt. Gezählt wurden alle Tiere, die auf dem Pfad oder in ca. 50 cm Entfernung links und rechts davon angetroffen wurden. Der Weg betrug $3\ 000 \pm 400$ Schritt. Wegen der Umwege, die immer wieder gegangen werden mußten, kann die Anzahl der Tiere nicht direkt miteinander verglichen werden; die Methode reicht aber aus, um An- und Abwesenheit, d. h. Aktivitäts- oder Ruhezeit von Oxobolus festzustellen.

Fehlerabschätzung:

Die Zählungen liefen zwar über den Zeitraum von zwei Jahren, da aber nur jeden Monat einmal gezählt wurde, können Verschiebungen der Aktivitätszeit von bis zu 3 Wochen nicht festgestellt werden.

Diese Ungenauigkeit wird bei der Gesamtfehlerabschätzung mit berücksichtigt.

2.5.8 Angewandte Statistikverfahren zur Bestimmung der Populationsdichtewerte

Bodentiere sind nicht gleichmäßig im Boden verteilt, sondern tendieren zu nicht-normaler Verteilung (Kühnelt, 1950; Balogh, 1958; Healey, 1970; Usher, 1976). Greenslade and Greenslade (1970) nehmen an, daß in tropischen Böden verschiedene Arten mit geringer Dichte die zum Überleben notwendige Mindestdichte durch aggregierte Verteilung aufrechterhalten.

Für die statistische Auswertung der Versuche wurden deshalb im Bedarfsfall Verfahren für nicht-normal verteilte Werte verwendet.

2.5.8.1 Statistische Auswertung der Tullgrenproben

Aus den 5 Proben, die jeden Monat von jeder Schicht genommen wurden, wurde für jede Tiergruppe der Mittelwert gebildet und, um mit den Ergebnissen anderer Autoren vergleichen zu können, auf den Quadratmeter umgerechnet.

Die Summe der Populationsdichten der vier Schichten ergab die Gesamtpopulationsdichte pro Quadratmeter für jeden Monat. Aus den 12 Monatsmittelwerten wurde der Jahresmittelwert gebildet; dieser Wert wurde als durchschnittliche Dichte für die Energieabschätzung verwendet; außerdem wurde die Standardabweichung des Mittelwertes angegeben.

2.5.8.2 Statistische Auswertung der Proben der Handauslese

Aus den je vier Proben, die zu den 6 verschiedenen Tagesstunden ausgelesen wurden, wurde für jede Tiergruppe der Monatsmittelwert gebildet.

Aus den 12 Monatsmittelwerten wurden die Jahresdurchschnittswerte gebildet, die dann für die Energieabschätzung verwendet wurden. Hierzu wurde die Standardabweichung des Mittelwertes angegeben.

Die Populationsdichte jeder Tiergruppe zu den verschiedenen Tageszeiten wurde aus allen Proben dieser betreffenden Tageszeit, die das ganze Jahr über gemacht worden waren, gemittelt.

Außerdem wurden für jede Tiergruppe die Fänge der Tagesstunden (8.00, 12.00, 16.00 Uhr) mit denen der Nachtstunden (20.00, 0.00, 4.00 Uhr) mit dem Zeichentest (Siegel, 1956) auf signifikante Unterschiede geprüft.

2.5.8.3 Korrelationsanalysen

Mit den monatlichen Populationsdichtewerten der einzelnen Tiergruppen, den Klimadaten und den Werten der Laubschichtdicke wurden Korrelationsanalysen mit der Spearman'schen Rang-Korrelationsanalyse (Siegel, 1956) durchgeführt.

Mit der gleichen Methode wurden auch die Korrelationen der Umweltfaktoren (Klimawerte und Laubschichtdicke) untereinander berechnet.

2.6 Bestimmung der aufgenommenen Nahrungsmenge der einzelnen Tiergruppen

Soll eine Abschätzung des von der Bodenfauna gefressenen Anteils der Streu durchgeführt werden, muß neben der Biomasse der einzelnen Tiergruppen auch ihr Nahrungsverbrauch bekannt sein oder zumindest abgeschätzt werden können.

Die folgende Aufstellung zeigt, mit welcher Methode bei welchen Tiergruppen die Nahrungsmenge bestimmt bzw. geschätzt wurde:

2.6.1 Bestimmung der aufgenommenen Nahrungsmenge von Oxobolus:

Da es sich bei diesen Diplonoden um eine neue Art handelt, die zudem für die Laubzersetzung einige Bedeutung hat, wurden Fütterungsversuche im Labor durchgeführt.

Dazu wurden 10 Tiere einzeln in runden Plastikbehältern von 25 cm Durchmesser und einer Höhe von 17 cm gehalten. Als Nahrung bekamen sie Mischlaub, Erde und Holz vorgeetzt, die Kotballen blieben im Behälter, bis alle 3 - 4 Tage wieder frisches Futter gegeben wurde. Bei jeder Futtererneuerung wurden die Tiere gewogen. Da die Tie-

re während der Experimente ihr Gewicht behielten, bzw. zum Teil sogar zunehmen, kann man annehmen, daß die Futtermenge ausreichend war.

Das Futter wurde feucht, wie es im Wald gesammelt worden war, gewogen und dann in den Behälter gelegt. Es wurde darauf geachtet, daß immer mehr als ausreichend Futter vorhanden war, zum einen damit die Tiere genug zu fressen hatten, zum anderen deshalb, weil nach 3 - 4 Tagen die verbliebenen Futterreste gewogen wurden, um durch Differenzwägung die gefressene Menge zu bestimmen. Danach wurden die Futterreste getrocknet und das Trockengewicht ermittelt. Das Futter vor dem Verfüttern zu trocknen und zu wiegen, ist unzweckmäßig, da ein Einfluß der Trocknung auf die Schmäckhaftigkeit des Materials nicht ausgeschlossen werden kann. So fand Dunger (1958), daß getrocknete und wieder angefeuchtete Blätter von Diploboden schlechter gefressen werden als Blätter, die nicht getrocknet wurden.

Um den Feuchtigkeitsverlust des Futters während der Versuchstage festzustellen, wurden parallel zu den Versuchen 3 Kontrollbehälter ohne Tiere mit gewogenem Futter beschickt und nach Beendigung des Versuches gewogen. Auch dieses Material wurde zur Bestimmung des Trockengewichtes herangezogen.

Kotoroduktion, Anteil an gefressenem Holz und Erde spielen für diese Untersuchung keine Rolle und wurden nicht in die Tabelle mit aufgenommen, sie werden in einer folgenden Arbeit besprochen (Kramer, in prep.). Von der von jedem Tier gefressenen Menge an Laub wurde der durch Verdunstung verlorene Prozentsatz abgezogen, dann die Menge auf Trockengewicht umgerechnet und die Futtermenge für jeweils einen Tag errechnet. Jeder in der Tabelle angegebene Wert ist demnach ein Mittelwert für einen Tag, aus Versuchen, die sich über 3 - 4 Tage hinzogen.

Die Juvenilen von Oxobolus wurden durch die Handauslese erfaßt; die Energieabschätzung erfolgte dann zusammen mit den anderen Diplonoden der Handauslese.

2.6.2 Bestimmung der aufgenommenen Nahrungsmenge aller anderen Tiergruppen

Von den anderen Tiergruppen war es unmöglich, den Nahrungsverbrauch selbst zu bestimmen. Da diese Untersuchungen einen sehr großen Arbeits- und Zeitaufwand erfordern, liegen auch in der Literatur kaum Angaben darüber vor.

Bekannt ist aber, daß für jede Tiergruppe ein bestimmtes Verhältnis zwischen der aufgenommenen und der assimilierten Nahrungsmenge besteht (Odum, 1971):

$$\frac{\text{assimilierte Energie}}{\text{aufgenommene Energie}} = \text{Wirksamkeit der Assimilation} \quad (1)$$

Zahlreiche Untersuchungen haben gezeigt, daß bei Bodentieren nahezu die gesamte assimilierte Energie, nämlich 95 - 100 % veratmet werden und nur 0 - 5 % zur Produktion körnereigener Substanz etc. verwendet werden (Gere, 1956; Bocock, 1963; Engelmann, 1961; zitiert aus Harding and Stuttart, 1974). Man kann deshalb vereinfachend davon ausgehen, daß die Assimilation gleich der Atmung, d. h. dem Sauerstoffverbrauch ist, man kann also schreiben:

$$\frac{\text{Sauerstoffverbrauch}}{\text{aufgenommene Energie}} = \text{Wirksamkeit der Assimilation} \quad (2)$$

Der Sauerstoffverbrauch jeder Tiergruppe aber ist aus der Literatur bekannt. Er wird im Labor als Ruhesauerstoffverbrauch (siehe Fehlerabschätzung) ermittelt,

ist charakteristisch für jede Tiergruppe und proportional dem Körpergewicht (Kittel, 1941).

Deshalb kann man mit Hilfe der Biomasse, die für jede Tiergruppe bestimmt wurde, und mit den in der Literatur angegebenen Werten des Sauerstoffverbrauches pro Gramm Körpergewicht der Gesamtsauerstoffverbrauch der einzelnen Tiergruppen bestimmt werden.

Da 1 cm³ Sauerstoff 4,8 kcal an freigesetzter Energie entspricht (Dunger, 1968; Geigy, 1969), kann der Sauerstoffverbrauch in Energiewerte umgerechnet werden.

Der Sauerstoffverbrauch, der ja temperaturabhängig ist, wurde für eine Temperatur von 18°C, der Durchschnittstemperatur von Seacté, berechnet.

Über die Wirksamkeit der Assimilation (1 und 2) ist bekannt, daß sie für kleine Bodentiere in etwa 0,1 beträgt (Gere, 1956; Bockock, 1963; Dunger, 1968), d. h. rund ein Zehntel der aufgenommenen Nahrungsmenge wird assimiliert bzw. veratmet, oder, in Prozent ausgedrückt, die Assimilations- bzw. Atmungsrate beträgt für kleine Bodentiere im allgemeinen 10 %. Die aufgenommene Nahrungsmenge läßt sich demnach aus der veratmeten Sauerstoffmenge wie folgt errechnen:

$$\text{aufgenommene Energie} = 100 \times \frac{\text{Sauerstoffverbrauch}}{\text{Assimilationsrate}} \quad (3),$$

wobei, wie oben erwähnt, für Bodentiere im allgemeinen gilt:

$$\text{aufgenommene Energie} = 100 \times \frac{\text{Sauerstoffverbrauch}}{10} \quad (4).$$

Wenn aus der Literatur keine genaueren Angaben über die Assimilationsrate zu entnehmen waren, wurde die durchschnittliche Assimilationsrate von 10 % (4) zugrundegelegt; ansonsten wurde die Nahrungsmenge mit Formel (3) berechnet.

Fehlerabschätzung:

Der Sauerstoffverbrauch wird im Labor als Ruhesauerstoffverbrauch ermittelt und stellt einen Minimalverbrauch dar; der tatsächliche Verbrauch der Tiere liegt darüber. So fand Zinkler (1966), daß der Sauerstoffverbrauch aktiver Collembolen doppelt so hoch ist wie der ruhender Tiere. Bei Lumbriciden erhöht sich der Sauerstoffverbrauch aktiver Tiere um 30 - 60 % (Satchell, 1967), und Saito (1976) schätzt, daß bei Schaben die im Labor erhaltenen Werte in etwa verdoppelt werden müßten, um auf die Verhältnisse im Freiland übertragbar zu sein.

Da die Unterschiede zwischen Ruhe- und Lokomotions-sauerstoffverbrauch für die verschiedenen Tierarten stark schwanken und es unmöglich ist, den Anteil an Ruhe- und Aktivitätsperioden im Tageslauf der einzelnen Tiergruppen zu bestimmen, kann hier keine genaue Fehlerabschätzung angegeben werden. Vielmehr wurde dieses Problem bei der Gesamtfehlerabschätzung (2.7) pauschal berücksichtigt.

2.7 Gesamtfehlerabschätzung für die Berechnung des Energieverbrauches der Bodenfauna

Die Bestimmung des Energieverbrauches der einzelnen Tiergruppen läuft über verschiedene Einzelschritte wie Berechnung der Populationsdichte, der Biomasse etc. und bei jeder der einzelnen Berechnungen muß mit einer bestimmten Abweichung von den tatsächlichen Werten gerechnet werden:

Dichtebestimmung:

Für die Dichtebestimmungen wurden die Fehlerabschätzungen bei den jeweiligen Methoden beschrieben; sie betragen zwischen 10 und 25 %.

Biomasse:

Da die Wägungen mit Ausnahme der Milben und Collembolen an frischen lebenden Tieren vorgenommen wurden, kann man annehmen, daß hier keine bemerkenswerten Fehler vorliegen.

Aktivitätsperioden:

Eine Bestimmung der Aktivitätsperiode war nur bei *Oxobolus* nötig und kann, wie bereits erwähnt (siehe Abschnitt 2.5.7) eine Verschiebung von 1 - 3 Wochen zur Folge haben. Alle anderen Tiergruppen wurden das ganze Jahr über gefangen.

Sauerstoffverbrauch und Assimilationsraten:

Wie besprochen (siehe Abschnitt 2.6.2), liegt den Berechnungen der im Labor bestimmte Ruhesauerstoffverbrauch der Tiere zugrunde; aktive Tiere verbrauchen im Extremfall die doppelte Menge an Sauerstoff. Da die Tiere im Freiland aber nicht 24 Stunden am Tag aktiv sind, beträgt der tatsächliche mittlere Sauerstoffverbrauch zwar mehr als der Ruhesauerstoffverbrauch, aber im Durchschnitt wohl weniger als das Doppelte.

Abgesehen von den Fehlern bei der Bestimmung der Biomasse und der Aktivitätsperiode, die aber beide nicht sehr ins Gewicht fallen, führen alle Fehlerquellen immer zu einer Unterschätzung der tatsächlichen Werte. Es wird deshalb für die Energieabschätzung angenommen, daß die Maximalwerte doppelt so hoch sind wie die errechneten Werte.

Durch zukünftige Untersuchungen dürfte es möglich sein, die Abschätzung besser zu präzisieren.

3 ERGEBNISSE

3.1 Klima und Boden

3.1.1 Klimadaten

In Tabelle 2 sind die Temperatur- und Feuchtigkeitswerte und die Niederschlagsmengen angegeben.

Die jährliche Niederschlagsmenge betrug in den Jahren 1971 - 1975 im Mittel 2 830 mm, die Anzahl der Regentage 211 pro Jahr. Wie in Abschnitt 2.2.2 besprochen, handelt es sich hier nicht um eigene Messungen, sondern um Mittelwerte aus den Messungen der Wetterstationen in Cobán und Cubilquitz.

1975 begann die Trockenzeit in der Alta Verapaz im Februar und dauerte bis Ende Mai (siehe Tabelle 2). In dieser Zeit nahmen die Niederschlagswerte und die relative Luftfeuchtigkeit stark ab. Im Laufe des Juni setzte die Regenzeit ein; relative Luftfeuchtigkeit und Niederschlagswerte stiegen wieder an; die mittlere Lufttemperatur aber zeigte noch die gleichen Werte wie während der Trockenzeit. Sie sank erst Mitte Oktober ab und stieg während der Trockenzeit, Ende Februar 1976 wieder an.

Weitere Angaben siehe Teil I der Dissertation.

Die Korrelationsanalysen von Lufttemperatur, Niederschlagsmenge und relativer Luftfeuchtigkeit sind in Abschnitt 3.1.5 angegeben.

3.1.2 Streu und Laub

Als Streu oder Feinstreu werden alle pflanzlichen Bestandteile mit Ausnahme der Baumstämme und großen Äste bezeichnet, die zu Boden fallen und dort verrotten.

Den Hauptteil an der Streu macht das Falllaub mit 60 - 76 % (Bray and Gorham, 1964) aus; der Rest besteht aus kleinen Ästen, Zweigen, Rindenstücken, Moos, Blüten und Früchten.

Streu fällt in Seacté das ganze Jahr über, allerdings nimmt der Laubfall in den Monaten Januar bis Mai stark zu (Kunkel-Westphal und Kunkel, im Druck).

Der Streufall betrug im Jahr 1975 $2\,850\text{ g/m}^2$ frische bzw. $1\,145\text{ g/m}^2$ ofengetrocknete (80°C) Streu.

Der Laubanteil daran betrug $2\,016\text{ g/m}^2$ Frischgewicht bzw. 810 g/m^2 Trockengewicht. Diese Werte wurden mir freundlicherweise von Kunkel-Westphal und Kunkel (im Druck) zur Verfügung gestellt.

Die Bestimmung des Energiegehaltes der Streu wurde vom Instituto de Nutrición de Centro America y Panama in Guatemala-Stadt durchgeführt:

Der Energiegehalt der gemischten Streu beträgt

4,33 kcal pro 1 g trockene Streu bzw.

1,72 kcal pro 1 g frische Streu.

Damit ergibt sich für den gesamten jährlichen Streufall von $1\,145\text{ g/m}^2$ eine Energiemenge von

4 958 kcal pro Quadratmeter und Jahr

und für den reinen Laubfall mit 810 g/m^2 eine Energiemenge von

3 507 kcal pro Quadratmeter und Jahr.

Tabelle 2 Klimadaten für das Waldgebiet von Seacté von Januar 1975 bis Februar 1976

	JAN	FEBR	MÄRZ	APRIL	MAI	JUNI	JULI	AUG	SEPT	OKT	NOV	DEZ	JAN	FEBR
Lufttemperatur (°C)	15	16	19	20	21	21	20	20	20	17	16	16	12	14
rel. Luftfeuchtigkeit (%)	92	87	79	77	81	93	91	96	96	97	93	96	95	82
Niederschlagsmenge (mm)	176	34	40	24	91	282	166	301	433	680	251	185	247	97

- 30 -

Die Monate der Trockenzeit befinden sich innerhalb der Linien.

Siehe dazu auch 3.1.1.

Durchschnittswerte für das Jahr 1975: Lufttemperatur: 18 (°C)
 rel. Luftfeuchtigkeit: 90 (%)
 Niederschlagsmenge: 222 (mm)

3.1.3 Die einzelnen Bodenschichten

Der Waldboden ist von einer - je nach Jahreszeit wechselnd dicken - Schicht pflanzlichen Materials bedeckt.

Die herabfallende Streu wird am Boden von Regen, Pilzen, Bakterien und Bodentieren zersetzt, aufgeweicht, zerbrochen, gefressen und schrittweise zu Rohhumus abgebaut.

Je nach dem Grad der Zersetzung wurde die Bodenauflage in drei organische Schichten unterteilt:

Die Ganzlaubschicht

Die Ganzlaubschicht ist die oberste Streuschicht. In ihr liegen die frisch gefallen Streu- und Laubteile. Die Blätter sind dort noch relativ intakt, hart und liegen lose, zum Teil aufgerollt, neben- und übereinander.

Diese Schicht entspricht der von Schaller (1962) mit Förna bezeichneten Schicht.

Die Dicke der Schicht schwankt zwischen 1 - 8 cm.

Die Halblaubschicht

Unter der Ganzlaubschicht liegt die Halblaubschicht. In ihr sind die Streu- und Blatteile bereits in starker Zersetzung begriffen. Die Blätter sind zerbrochen, vom Regen ausgewaschen und durchweicht. Die Blattbruchstücke liegen dicht gepackt in Schichten übereinander und sind miteinander verklebt. In diese Schicht reichen schon die Oberflächenwurzeln der Pflanzen; sie durchwachsen die Blattschichten und sorgen für weitere mechanische Zerkleinerung.

Mit Ausnahme der Trockenzeit ist diese Schicht stark mit Pilzfäden durchwachsen. Diese Schicht entspricht in etwa der fermentation layer der englischsprachigen Arbeiten.

Die Dicke der Schicht beträgt ca. 1 - 3 cm.

Die Humusschicht

Durch weitere Zersetzung werden die Bestandteile der Halblaubschicht in Rohhumus übergeführt. Neben den Kotpartikeln der verschiedensten Bodentiere enthält diese Schicht noch einen relativ hohen Anteil an pflanzlichem Material. Die Zerkleinerung ist allerdings soweit fortgeschritten, daß die Blatteile nicht mehr in Schichten liegen wie im Halblaub, sondern krümelige Struktur haben. Nach der Definition von Brauns (1968) handelt es sich hierbei um Rohhumus. Nach einer Analyse des Instituto de Ciencia y Tecnología Agrícolas liegt der pH-Wert dieser Schicht zwischen 4 und 5. Die Dicke der Schicht beträgt ca. 1 - 3 cm.

Unter der Rohhumusschicht liegt die mineralische Lehmschicht, die nur noch Spuren organischen Materials aufweist.

Die Abgrenzung der drei organischen Bodenschichten bei der Probennahme erfolgte nach folgenden Merkmalen:

Ganzlaubschicht:	locker aufliegendes Material,
Halblaubschicht:	in Schichten liegende Blatthrustücke und Streuteile,
Humusschicht:	krümelige, schwarze Schicht organischen Materials.

3.1.4 Die Laubschichtdicke am Boden

Tabelle 3 Dicke der Laubschicht am Boden von
Januar bis Dezember 1975

J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
5,9	3,9	5,1	5,8	5,6	5,6	3,6	2,5	2,4	2,2	2,9	2,9

Im Jahresmittel beträgt die Schichtdicke 4,0
(Standardabweichung des Mittelwertes $s_{\bar{x}} = 0,42$).

Die Schichtdicke ist in der ersten Jahreshälfte deutlich höher als in der zweiten, was damit zusammenhängt, daß ein relativ großer Teil der Bäume bereits vor Beginn der Trockenzeit, im Januar, dann aber vor allem in den trockenen Monaten Februar bis einschließlich Mai ihr Laub abwerfen (siehe dazu die Klimadaten Tabelle 2). Durch die Abnahme des Laubfalles ab Juni (siehe Teil I der Dissertation) sinkt dann die Schichtdicke ab Juli ebenfalls ab und steigt erst im Januar des folgenden Jahres wieder an. Allerdings war die Schichtdicke im Januar 1975 besonders hoch, im Januar 1976 erreichte sie nur einen Wert von 3,8. Die Korrelationsanalyse der Laubschichtdicke mit den Klimadaten wird in Abschnitt 3.1.5 besprochen.

3.1.5 Korrelationen der Umweltfaktoren untereinander

Da in den Abschnitten 3.2.1 bis 3.2.14 Korrelationsanalysen der einzelnen Tiergruppen mit den Umweltfaktoren durchgeführt werden, sollen hier auch die Korrelationen der Umweltfaktoren untereinander besprochen werden.

Tabelle 4 Korrelationsanalyse der Umweltfaktoren
Angegeben ist der Korrelationskoeffizient

	Niederschlags- menge (mm)	Luftfeuch- tigkeit (%)	Laubschicht- dicke
Lufttemperatur (°C)	0,01	- 0,31	0,14
Niederschlagsmenge (mm)	-	<u>0,90</u>	<u>- 0,69</u>
Luftfeuchtigkeit (%)	-	-	<u>- 0,75</u>

Die unterstrichenen Werte sind signifikant ($n \leq 0,05$)

Die Lufttemperatur zeigt als einziger Umweltfaktor keinerlei signifikante Korrelationen.

Wie zu erwarten, ist die Korrelation zwischen Niederschlagsmenge und Luftfeuchtigkeit hoch signifikant (0,90). Als Folge davon sind die Korrelationen der einzelnen Tiergruppen mit der Niederschlagsmenge bzw. der Luftfeuchtigkeit nahezu identisch, weshalb bei der Besprechung der Tiergruppen nur auf die Korrelationen mit der Niederschlagsmenge eingegangen wird.

Die Korrelation zwischen Niederschlagsmenge (bzw. Luftfeuchtigkeit) und Laubschichtdicke ist signifikant negativ: - 0,69 (bzw. - 0,75). Diese Koppelung muß bei Tiergruppen, die signifikante Korrelationen mit beiden Faktoren zeigen, bedacht werden; es wird darauf im jeweiligen Tierteil eingegangen.

3.2

DIE EINZELNEN TIERGRUPPEN DER BODENFAUNA

=====

In diesem Abschnitt werden die einzelnen Tiergruppen der Bodenfauna besprochen.

Die Reihenfolge in der sie aufgeführt werden, entspricht, soweit möglich, dem Anteil ihrer Biomasse an der Gesamtbio­masse der Bodenfauna.

Umstellungen wurden vorgenommen, um die Gruppen der Acari, Collembola und anderen Anterygota nacheinander zu behandeln. Die Gruppen der reinen Zoonhagen (Chilopoda und Arachnida) wurden an den Schluß gestellt.

Für jede Tiergruppe werden folgende Punkte besprochen:

- 1) Systematische Einteilung
- 2) Populationsdichte und Biomasse
- 3) Korrelation mit den Umweltfaktoren
- 4) Nahrung
- 5) Berechnung der jährlich verbrauchten Nahrungsmenge
- 6) Diskussion

Die einzelnen Tiergruppen, ihre Biomasse/m² und ihr prozentualer Anteil an der Biomasse der Bodenfauna sind in Tabelle 5 zusammengestellt.

Tabelle 5 Die besprochenen Tiergruppen der Bodenfauna

Die Reihenfolge entspricht dem Anteil ihrer Biomasse an der Gesamtbio-
masse der Bodenfauna.
Das Gewicht ist in mg Lebendgewicht pro m² an-
gegeben.

Tiergruppen	Biomasse	Anteil an der Bio- masse
	(mg/m ²)	(%)
Lumbricidae	5 958	46
Enchytraeidae	1 846	14
Diplopoda	1 622	13
Gastropoda	694	5
Insektenlarven	409	3
Acari	377	3
Anterygota ohne Collembola	376	3
Chilopoda	331	3
Blattodea	314	3
Arachnida	294	2
Coleoptera	147	1
Isopoda	128	1
Collembola	121	1
Grylloidea	104	1
Restgruppen	119	1
Bodenfauna-Gesamt	12 840	100

3.2.1 LUMBRICIDAE

1) Systematische Einteilung

Eine Bestimmung der verschiedenen Gattungen oder Arten wurde nicht durchgeführt. Beim Sammeln fiel aber auf, daß die Regenwürmer deutlich in große und kleine unterteilt waren, Übergangsformen fehlten weitgehend. Ob es sich bei den kleinen Lumbriciden um Jugendstadien oder um, von den großen verschiedene Arten handelt, bleibt offen.

2) Populationsdichte und Biomasse

Tabelle 6 Populationsdichte und Biomasse der großen und kleinen Lumbriciden

Datum der Probennahme	Anzahl (Ind/m ²)		Biomasse (mg/m ²)	
	Große	Kleine	Große	Kleine
Juni 75	6	120	1920	1380
Oktober 75	8	52	2640	920
Januar 76	22	2	9300	10
März 76	68	88	6260	1400
Durchschnitt	26	66	5030	928
s- x	14,5	25,3	1711,0	325,3
Gesamtpopulation	92		5958	
s- x	30,1		1498,6	

s-
x: Standardabweichung des Mittelwertes

Wie Tabelle 6 zeigt, treten deutliche Schwankungen in der Populationsdichte der großen und kleinen Lumbriciden auf. Die großen Lumbriciden waren im Januar und März 76 wesentlich häufiger als zu den anderen Fangzeiten. Die kleinen Regenwürmer dagegen wurden vor allem im Juni 75 gefangen. Die Populationsdichte aller Lumbriciden beträgt im Jahresmittel 92 Ind/m^2 , die Biomasse 5958 mg/m^2 .

3) Korrelationen mit den Umweltfaktoren

Korrelationsanalysen wurden nicht durchgeführt, da nur vier Mal im Jahr Proben genommen wurden.

4) Nahrung

Lumbriciden wurden 10 Wochen lang im Labor mit Laubnahrung gehalten. Auch bei Darminhaltsuntersuchungen von Lumbriciden aus dem Freiland wurden Laubpartikel gefunden.

5) Berechnung der Nahrungsmenge über den Sauerstoffverbrauch

a) Berechnung des veratmeten Sauerstoffes

Dunger (1968) gibt für Lumbriciden einen Sauerstoffverbrauch von $125 \text{ mm}^3 / \text{g} \times \text{h}$ an. Wie in Abschnitt 2.6.2 besprochen, gilt der angegebene Sauerstoffverbrauch immer für eine Temperatur von 18°C . Bei einer Biomasse von 5958 mg/m^2 ergibt sich dann ein Sauerstoffverbrauch von:

$$5958 \times 10^{-3} \times 125 \times 10^{-3} \times 24 \times 365 = 6524 \text{ cm}^3 \text{ pro Quadratmeter und Jahr.}$$

Umgerechnet auf Kalorien ergeben sich:

$$6524 \times 10^{-3} \times 4,8 = 31,32 \text{ kcal /m}^2 \text{ und Jahr.}$$

b) Berechnung der Nahrungsmenge mit Hilfe der
Assimilationsrate

Es wurde die von Dunger (1968) angegebene Assimilationsrate von 10 % verwendet, d.h. die Nahrungsmenge ist zehnmal so hoch wie die Menge an veratmeten Sauerstoff. Das ergibt einen Nahrungsverbrauch von

$$31,32 \times 10 = 313,2 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr}$$

=====

6) Diskussion

Block and Banage (1968) geben für verschiedene Böden in Uganda eine Dichte von 7 bis 102 Ind/m² und eine Biomasse von 4,6 g/m² an; beide Daten entsprechen in etwa den von mir gefundenen Werten. Madge (1965) fand in einem trockenen Tieflandwald in Nigeria 34 Ind/m² mit einer Biomasse von ca. 10 g/m²; die Lumbriciden waren dort aber nur während der Regenzeit aktiv.

Ansonsten liegen, wie auch Lofty (1974) angibt, kaum quantitative Werte über Lumbriciden tropischer Böden vor.

Vergleichbar sind allerdings auch Moorböden gemäßigter Breiten mit einem pH unter 5,5 (Seacté 4 - 5), Phillipson et al. (1978) gibt in einer Zusammenfassung der Ergebnisse verschiedener Autoren für solche Böden folgende Werte: In Buchenwäldern mit Mullböden und einem pH über 5,5 wurden im Durchschnitt 101 Ind/m² mit einer Biomasse von 25 g/m² gefunden. In Buchenwäldern mit Moorböden und einem pH unter 5,5 (was in etwa dem Rohhumusboden in Seacté mit seinem pH von 4 - 5 nahekommt) dagegen fanden sich im Mittel nur 26 Ind/m² mit einer Biomasse von 8 g/m². Die Biomassewerte liegen im Bereich der in Seacté gefundenen Werte von 6 g/m², allerdings ist die Individuenanzahl mit 92 Ind/m² wesentlich höher, d.h. die

Lumbriciden in Seacté sind kleiner. Das vermehrte Auftreten kleinerer Regenwürmer bringt Jensen (1974) ebenfalls in Zusammenhang mit der Bodenbeschaffenheit. Er weist darauf hin, daß auf Böden, die für große grabende Lumbriciden nicht geeignet sind, als Folge ihres Fehlens Moorböden entstehen, in denen nur die kleineren Lumbricidenarten leben können.

3.2.2 ENCHYTRAEIDAE

1) Systematische Einteilung

Eine systematische Aufteilung wurde nicht vorgenommen.

2) Populationsdichte und Biomasse

Tabelle 7 Populationsdichte der Enchytraeiden in den verschiedenen Bodenschichten, angegeben in Individuen pro m².
Mittelwerte aus 5 Probennahmen von Mai bis¹ Oktober 1975

	Ganzlaub-	Halblaub-	Humus-	Lehm-	Insgesamt
	schicht	schicht	schicht	schicht	
Ind/m ²	228	578	6529	2379	9714
s- x	72,0	302,5	321,0	66,5	157,0

s- : Standardabweichung des Mittelwertes
x

67 % der Enchytraeidenpopulation halten sich in der Humusschicht auf, 25 % im Lehm und nur 8 % in den beiden Streuschichten. Berechnet man die Dichte der Enchytraeiden allerdings auf Individuen/ Gramm Bodenschicht (siehe 2.5.1.1), so sind die Schwankungen zwischen den drei organischen Bodenschichten geringer. Man erhält eine Dichte von 0,8 Ind/g Bodenschicht für die Ganzlaub- und Humusschicht und von 1,2 Ind/g für die Halblaubschicht. Berechnungen für die Lehmschicht sind nicht möglich, da keine Wägungen dieser Schicht durchgeführt wurden.

Bei den Verteilungen der Enchytraeiden sollte man bedenken, daß die Fänge die Verteilung der Tiere in den Vormittagsstunden repräsentieren und Anderson (1975) feststellte, daß Enchytraeiden Vertikalwanderungen machen um z.B. bei ausreichender Feuchtigkeit in den oberen Bodenschichten Pilze zu grasen.

Die Dichte der Gesamtpopulation beträgt im Jahresmittel

9714 Ind/m², ihre Biomasse 1846 mg/m².

3) Korrelationen mit den Umweltfaktoren

Korrelationsanalysen wurden nicht durchgeführt, da insgesamt nur fünf Mal Proben genommen wurden und sich dabei keine Hinweise auf jahreszeitliche Veränderungen zeigten.

4) Nahrung

Eigene Untersuchungen wurden nicht durchgeführt. Anderson (1975), der in England den Zerfall von Kastanien- und Buchenblättern über einen Zeitraum von 20 Monaten verfolgte, fand während der ersten 8 Monate bei Darminhaltsanalysen von Enchytraeiden vorwiegend Pilzhypen und -sporen. Die letzten 6 - 7 Monate dagegen, als die Blätter weitgehend zerfallen waren, fraßen die Enchytraeiden hauptsächlich von dieser nun weichen Streu.

Auch Lofty (1974) nimmt an, daß sich Enchytraeiden häufig von den Pilzen im Laub ernähren und Huhta (1976) fand eine Zunahme an Enchytraeiden, als auf seinem Untersuchungsgelände keine frische Streu mehr vorhanden war.

Das heißt, daß man Enchytraeiden nicht zu den Zersettern frischen Fallaubes rechnen kann. Als Zersetzer weicherer Streu aber, die schon von Pilzen durchwachsen ist, haben sie sicher große Bedeutung.

5) Berechnung der Nahrungsmenge über den Sauerstoffverbrauch

a) Berechnung des veratmeten Sauerstoffes

Dunger (1968) gibt einen Sauerstoffverbrauch von $700 \text{ mm}^3/\text{g/h}$ an und auch O'Connor (1970) kommt für Enchytraeiden unter 0,2 mg Gewicht (was auf die Tiere von Seacté zutrifft) auf einen Sauerstoffverbrauch von ca. $700 \text{ mm}^3/\text{g/h}$.

Bei einer Biomasse von 1846 mg/m^2 beträgt der Sauerstoffverbrauch demnach:

$$1846 \times 10^{-3} \times 700 \times 10^{-3} \times 24 \times 365 = 11319,7 \text{ cm}^3/\text{m}^2 \text{ und Jahr.}$$

Das entspricht einer Kalorienmenge von:

$$11319,7 \times 10^{-3} \times 4,8 = 54,3 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

b) Berechnung der Nahrungsmenge mit Hilfe der Assimilationsrate

Es wurde die von Dunger (1968) angegebene Assimilationsrate von 10 % verwendet.

Damit ergibt sich ein Nahrungsverbrauch der zehnmal so hoch ist wie die Menge an veratmeten Sauerstoff:

$$53,3 \times 10 = 543,3 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

6) Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren

Über Enchytraeiden in tropischen Regenwäldern liegen keine quantitativen Angaben vor.

Bhatti (1967) fand in Pakistan bis zu 5000 Ind/m^2 und Madge (1965) in einem trockenen Tieflandwald in Nigeria $190/\text{m}^2$.

3.2.3 DIPLOPODA

Die Diplopoden im Wald von Seacté umfassen einen Größenbereich von 0,5 bis 150 mm. Davon wurde die Dichte der größten Art, *Oxobolus n.spec.* durch Abbrennen eines Areals bestimmt. Er soll deshalb getrennt von den Diplopoden der Tullgren- und Handauslese besprochen werden.

3.2.3.1 Oxobolus n. spec.

Der nach Biomasse weitaus größte Anteil an der Diplopodenfauna wird in Seacté von einer einzigen Art, von *Oxobolus n. spec.* gestellt.

1) Systematische Stellung und kurze Beschreibung der Art

Es handelt sich bei *Oxobolus* um eine neue Art der Ordnung Spirobolidae, Familie Messicobolidae, Gattung *Oxobolus*. Der Artname steht noch nicht fest (Shear, schriftliche Mitteilung). Diese Art fand ich bisher nur im Primär- und Sekundärwald in und um Seacté und in einer Entfernung von ca. 30 km davon, in der Nähe von San Pedro Carchá, Alta Verapaz. Verwandte Arten, die entweder noch nicht bestimmt werden konnten oder auch neue Arten darstellen (Shear, schriftliche Mitteilung) fand ich nahezu in allen benachbarten Waldgebieten.

Die leuchtend gelb-schwarz geringelten Tiere sind drehrund, haben adult eine Länge von 10 - 15 cm, einen Durchmesser von 1,1 - 1,3 cm und ein Lebendgewicht von 11 - 25 g, wobei die Weibchen länger, schwerer und dicker als die Männchen sind.

2) Populationsdichte und Biomasse

a) Populationsdichte

Bei der am 28.4.75 im Anschluß an die Brandrodung durchgeführten Populationsdichtebestimmung (2.5.5) fand sich in den 8 untersuchten Arealen zu je 50 m², folgende Anzahl von Oxobolus:

Areal	1	2	3	4	5	6	7	8
Anzahl von Oxobolus	8	6	4	6	2	2	3	5

Das ergibt eine durchschnittliche Dichte von 4,5 ($s_{\bar{x}} = 0,8$) pro Areal. Berechnet auf 1 Quadratmeter entspricht das einer Populationsdichte von 0,09 Ind/m².

b) Biomasse

Da die zum Teil verbrannten Tiere nicht zur Bestimmung des Frischgewichtes herangezogen werden konnten, wurden, wie unter 2.5.6 besprochen, 50 adulte lebende Oxobolus gewogen. Es ergab sich ein mittleres Körpergewicht von 15,32 g.

Bei einer Dichte von 0,09 Ind/m² entspricht das einer Biomasse von 1380 mg/m².

3) Aktivitätsperiode und Vergleich mit den Umweltfaktoren

Korrelationsanalysen mit den Umweltfaktoren, wie bei anderen Tiergruppen, konnten nicht durchgeführt werden, da die Dichte von Oxobolus nur einmal bestimmt wurde. Statt dessen wurden Zählungen der Tiere, die auf dem Weg im Primärwald angetroffen wurden, mit den Umweltfaktoren verglichen.

Wie aus Tabelle 8 ersichtlich, wurde in den Monaten Juli bis Oktober der Jahre 1974 und 1975 kein bzw. einmal ein Tier gefunden, während Oxobolus in den anderen Monaten relativ häufig angetroffen wurde. Daraus läßt sich abschätzen, daß Oxobolus nur ca. 245 Tage im Jahr aktiv ist. In der anderen Zeit findet man die Tiere eingerollt in morschen Baumstämmen; sie bewegen sich auch bei Berührung nicht. (Auch verwandte Arten in benachbarten Wäldern haben Ruheperioden. Sie graben dazu Gänge bis zu 30 cm Tiefe in den Lehm Boden, an deren Ende sie in kleinen Kammern, ebenfalls eingerollt, liegen. Die Gänge werden gegraben indem die Tiere den Lehm fressen und als Kot an der Oberfläche ablegen.)

Die Ruheperiode von Oxobolus fällt in die Monate mit den höchsten Niederschlagsmengen. Zu dieser Zeit nimmt auch die Schichtdicke des Falllaubes am Boden ab, der Laubfall ist bereits einen Monat vorher zurückgegangen; die Verpilzung der Laubschichten erreicht in diesen Monaten ihren Höhepunkt.

Der Beginn der Aktivitätsperiode (Anfang November) fällt mit dem Absinken der Niederschlagsmenge und der Zunahme des Laubfalles zusammen. Die Temperatur ist bereits einen Monat vorher zurückgegangen. (Siehe dazu auch Absatz 6a am Ende des Diplopodenteiles).

4) Nahrung

Oxobolus ist, wie Laborversuche und Freilandbeobachtungen zeigten, ein ausgesprochener Erstzersetzer von Streu:

Tabelle 8

Bestimmung der Aktivitätsperiode von Oxobolus
Zählung der Tiere auf einem Weg von ca. 3000 Schritt
im Primärwald von Mai 1974 bis April 1976. Zum Vergleich
sind Niederschlagsmenge, Laubfall und Schichtdicke
angegeben.

	1974	1975	1976	Niederschlags- menge (mm) Mittel von 1970 - 75	Laubfall 1975 (g/m ²)	Laub- schicht- dicke 1975	Luft- temp. 1975 (°C)
J		7	10	149	93	5,9	15
F		4	8	118	78	3,9	16
M		9	6	56	122	5,1	19
A		6	13	88	104	5,8	20
M	4	4		165	104	5,6	21
J	1	2		288	39	5,6	21
J	0	0		326	33	3,6	20
A	0	1		361	34	2,5	20
S	0	0		441	51	2,4	20
O	0	0		487	39	2,2	17
N	5	6		291	58	2,9	16
D	2	5		166	57	2,9	16

Ruheperiode

Im Labor frißt Oxobolus bevorzugt zwar feuchte aber noch nicht durchweichte Blätter, deren Gewebe noch relativ intakt ist. Von den Blättern werden auch die Blattrippen gefressen, die Stiele allerdings bleiben oft unberührt.

Bei gemischter Nahrung werden bis zu 12 % morsches Holz gefressen. Da dieses Holz äußerst wasserhaltig ist, könnte es sein, daß auf diese Weise der Flüssigkeitsbedarf gedeckt wird. Lehm wird kaum und eigener Kot auch bei Mangel an anderer Nahrung nicht gefressen.

Im Freiland konnte Oxobolus beim Fressen an Laub beobachtet werden, auch legen seine Fraßspuren am Fallaub deutliches Zeugnis von seiner Nahrungswahl ab. Die am Boden häufig zu findenden Kotkugeln bestehen fast ausschließlich aus Streupartikeln.

5) Berechnung der Nahrungsmenge

In Tabelle 9 sind die Mengen an gemischtem Falllaub angegeben, die von den 10 Versuchstieren im Durchschnitt täglich gefressen wurden.

Ein Oxobolus mit einem durchschnittlichen Körpergewicht von 15,75 g frißt täglich 1,01 g Falllaub (Trockengewicht), d.h. pro 1 g Körpergewicht werden täglich 64 mg Laub aufgenommen.

Bei einer Biomasse von $1,38 \text{ g/m}^2$ (siehe Absatz 2b) und einer Aktivitätsperiode von 245 Tagen im Jahr sind das:

$$0,064 \times 1,38 \times 245 = 21,64 \text{ g/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

Da 1 g trockenes Fallaub aus Seacté einer Kalorienmenge von 4,33 kcal entspricht (Abschnitt 3.1.2) ergibt das einen jährlichen Nahrungsverbrauch von

$$\underline{\underline{93,7 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}}}$$

Tabelle 9

Menge an gemischtem Fallaub (g Trockengewicht), die von Oxobolus täglich gefressen wird.

Die täglichen Nahrungsmengen sind Durchschnittswerte aus 3 - 4-tägigen Versuchen; das Körpergewicht der Tiere (g Lebendgewicht) ist das Durchschnittsgewicht der Tiere während der Versuche (siehe 2.6.1).

Bezeichnung der Versuchstiere	Körpergewicht (g)	tägliche Futtermenge (Trockengewicht)	Bezeichnung der Versuchstiere	Körpergewicht (g)	tägliche Futtermenge (Trockengewicht)
1 ♂	9,85	0,825 0,253 0,244	3 ♀	14,78	1,481 0,802 0,204
2 ♂	13,72	0,174 0,746 0,633 1,286	4 ♀	13,81	1,263 0,483 1,596 0,941
3 ♂	11,82	0,937 0,451 1,488 0,674	5 ♀	15,56	1,267 0,619 0,733 1,372
1 ♀	20,03	0,611 0,905 0,503 1,267 1,691 1,693	6 ♀	17,18	1,916 1,346 2,480 2,004 0,806
2 ♀	15,97	1,134 0,617 0,469 1,288 0,745 1,182	7 ♀	24,75	0,989 1,879 0,840 1,309
Durchschnitt:				15,75	1,01
s_x : Standardabweichung des Mittelwertes.					s_x 0,08

3.2.3.2 Diplopoda der Tullgren- und Handauslese

1) Systematische Einteilung

Eine systematische Aufteilung wurde nicht vorgenommen.

2) Populationsdichte und Biomasse

a) Diplopoda der Tullgrenaulese

Körperlänge: 1 - 8 mm

Da in keiner der Bodenschichten signifikante jahreszeitliche Schwankungen auftreten, werden in Tabelle 10 nur die Jahresdurchschnittswerte der einzelnen Schichten aufgeführt.

Tabelle 10 Populationsdichte der Diplopoden der Tullgrenaulese, angegeben in Individuen/m² (Mittelwerte aus 12 Monatswerten von Januar - Dezember 1975 zu je 5 Proben)

	Ganzlaub-	Halblaub-	Humus-	Lehm-	Insges.
	schicht	schicht	schicht	schicht	
Ind/m ²	19	42	232	47	340
$s_{\bar{x}}$	6,4	6,6	39,3	18,5	42,2

$s_{\bar{x}}$ = Standardabweichung des Mittelwertes

Wie Tabelle 10 zeigt, halten sich die meisten Diplopoden der Tullgrenaulese, nämlich 68 %, in der Humusschicht auf.

Berechnet man die Diplopodendichte, wie in Abschnitt 2.5.1.1 besprochen, nach der Individuenzahl pro g Bodenschicht, so ergibt sich für die drei organischen Bodenschichten folgende Verteilung: am dichtesten besiedelt sind die Halblaubschicht mit 0,09 Ind/g Streu und die Ganzlaubschicht mit 0,06 Ind/g Streu.

Im Humus leben nur 0,03 Ind/g Humus.

Bei einer Populationsdichte von 340 Ind/m^2 im Jahresmittel beträgt die Biomasse der Diplopoda der Tullgrenauserlese 88 mg/m^2 .

b) Diplopoda der Handauslese

Körperlänge: $> 8 \text{ mm}$

Tabelle 11 Populationsdichte der Diplopoda der Handauslese in den Monaten März 1975 bis März 1976, angegeben in Individuen/m²

	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M
Ind/m ²	1	2	-	2	4	3	5	6	10	3	2	5	3

Die Populationsdichte beträgt im Jahresmittel 4 Ind/m^2 ($s_{\bar{x}} = 0,71$), die Biomasse 154 mg/m^2 .

c) Diplopoda der Tullgrenauser- und der Handauslese

Die Populationsdichte der Diplopoden aus Tullgrenauser- und Handauslese beträgt zusammen im Jahresmittel 344 Ind/m^2 , die Biomasse 242 mg/m^2 .

3) Korrelationen mit den Umweltfaktoren

a) Diplopoda der Tullgrenauserlese

Die Dichtewerte der Diplopoda der Tullgrenauserlese zeigen keine signifikanten Korrelationen mit den Umweltfaktoren.

b) Diplopoda der Handauslese

Tabelle 12 Jahresmittelwerte der Diplopoden
der Handauslese zu den verschie-
denen Tageszeiten

Uhrzeit	4.00	8.00	12.00	16.00	20.00	0.00
Ind/m ²	3,3	<u>4,4</u>	<u>4,1</u>	<u>4,7</u>	3,4	2,0

Die Populationsdichte der Diplopoden ist zu den Tagesstunden (unterstrichene Werte) signifikant höher ($p = 0,01$) als während der Nacht. Man kann deshalb annehmen, daß ein Teil dieser größeren Diplopoden nachts die Bodenschicht verläßt und sich evtl. in morschen Stämmen oder unter Rinden verbirgt.

Mit den Monatswerten (siehe Tabelle 11) besteht als einziges eine signifikant negative Korrelation mit der Laubschichtdicke, sie beträgt:
- 0,75 ($p = 0,01$), d. h. die Diplopoda der Handauslese sind zu Zeiten geringer Schichtdicke häufiger (siehe Abschnitt 6 a am Ende des Diploidentils).

4) Nahrung

a) Diplopoda der Tullgrenauslese

Da sich 68 % der kleinen Diplopoden in der Humusschicht aufhalten, kann man annehmen, daß sie dort kleinste Streuteile und bereits von Erstzersettern verarbeitetes pflanzliches Material fressen.

b) Diplopoda der Handauslese

Die Diplopoden wurden im Labor 3 Monate lang mit Streunahrung gehalten und, wie regelmäßige Kotabgaben zeigten, fraßen sie auch davon. Allgemein werden Diplopoden zu den Erstzersettern gerechnet (Dunger, 1958; Gere, 1962 a und b).

5) Berechnung der Nahrungsmenge über den Sauerstoffverbrauch

a) Berechnung des veratmeten Sauerstoffes

Die Berechnung des Sauerstoffverbrauches erfolgte nach Dunger (1968), der für Diplopoden einen Verbrauch von $350 \text{ mm}^3/\text{g/h}$ angibt.

Bei einer Biomasse von 242 mg/m^2 ergibt das für die Diplopoden der Tullgren- und Handauslese einen Sauerstoffverbrauch von:

$$242 \times 10^{-3} \times 350 \times 10^{-3} \times 24 \times 365 = 742 \text{ cm}^3/\text{m}^2 \text{ und Jahr.}$$

Umgerechnet auf Kalorien ergeben sich:

$$742 \times 10^{-3} \times 4,8 = 3,56 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

b) Berechnung der Nahrungsmenge mit Hilfe der Assimilationsrate

Als Assimilationsrate wurden 8 % angenommen, das ist ein Mittelwert aus den von Dunger (1958) und Gere (1962 b) ermittelten Assimilationsraten von 7 bzw. 9 % für kleine Diploden.

Damit ergibt sich ein jährlicher Nahrungsverbrauch von

$$44,5 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr}$$

=====

für die Diplopoden der Tullgren- und der Handauslese.

Faßt man alle Diplopodengruppen (Oxobolus, Tullgren- und Handauslesediplopoden) zusammen, so ergibt das eine Dichte von 344 Ind/m^2 , eine Biomasse von $1\,622 \text{ mg/m}^2$ und einen Nahrungsverbrauch von

$$\underline{\underline{138,1 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}}}$$

6) Diskussion

a) Vergleich der einzelnen Diplopodengruppen

Die Gruppe der kleinsten Diplopoden, die mit der Tullgrenauslese erfaßt wurde (1 - 8 mm), zeigt keine signifikanten Korrelationen mit den Umweltfaktoren.

Die Diplopoden der Handauslese (8 bis ca. 60 mm) sind signifikant häufiger in den Monaten mit geringer Schichtdicke (Abschnitt 3).

Die Aktivitätsperiode von Oxobolus (100 - 150 mm Körperlänge) dagegen fällt in die Monate mit hoher Schichtdicke bzw. stärkerem Laubfall und geringeren Niederschlagswerten.

Eine mögliche Erklärung für dieses konträre Verhalten könnte in der unterschiedlichen Größe und Nahrungswahl der beiden Diplopodengruppen liegen: Die Diplopoden der Handauslese mit einer Länge von 8 bis ca. 60 mm findet man fast nie auf der Streuoberfläche; sie leben zwischen den Blattschichten und sind dort zu allen Jahreszeiten geschützt.

Oxobolus dagegen ist relativ groß (100 - 150 mm). Bei der Nahrungssuche bewegt er sich zwischen

den Blättern der Streuschicht und bevorzugt, wie unter 3.2.3.1.4 beschrieben, relativ frische, wenig verpilzte Streuteile als Nahrung.

In und unmittelbar nach den Monaten mit hoher Schichtdicke, starkem Laubfall und geringeren Niederschlägen kann sich *Oxobolus* einigermaßen geschützt zwischen der lockeren Streu bewegen und wenn sich die Tiere bei Schreck einringeln, sind sie mit ihrer schwarz-gelben Färbung im Laub relativ gut getarnt. Außerdem steht ihnen in diesen Monaten ausreichend frische lockere Streu als Futter zur Verfügung.

In den Monaten mit geringer Schichtdicke und häufigen Regenfällen aber werden die wenigen Blätter von Pilzfäden durchwachsen und bilden, aufgeweicht durch den Regen, eine schwarzbraune, klitschige Oberfläche. Die großen Tausendfüßler wären darauf gut sichtbar, die Schreckstellung sinnlos und vor allem hat man den Eindruck, daß bei der Nahrungskonkurrenz zwischen Pilzen und *Oxobolus* die Pilze in diesen regenreichen Monaten die Oberhand gewinnen und *Oxobolus* sich diesem Druck durch eine Ruheperiode entzieht.

All diese Probleme entstehen für die kleineren Diplopoden nicht, sie sind unter den Blättern auch in der Regenzeit geschützt und ausreichend mit Nahrung versorgt. Ob sie, wie Beck (1971) das bei Diplopoden im Amazonas feststellte, auch Pilze fressen, ist ungewiß.

Daß die Diplopoden der Handauslese in Zeiten geringer Schichtdicke sogar häufiger sind als sonst, könnte daran liegen, daß in diesen Monaten die große Menge der in den Monaten Januar bis Mai gefallenen Streu schon gut durchweicht

und für die kleineren Tiere leichter zu fressen ist als die frischen Blätter.

b) Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren

Williams (1941), der Untersuchungen in einem Regenwald in Panama durchführte, gibt keine Dichtewerte pro Quadratmeter an, sondern den prozentualen Anteil der Diplopoden an der Tullgrenfauna; er betrug 1,2 - 2,2 %. In Seacté liegt der Anteil der Diplopoden an der Tullgrenfauna ähnlich hoch, er beträgt 1 %.

3.2.4 GASTROPODA

1) Systematische Einteilung

Es wurden nur Gehäuseschnecken gefunden.

2) Populationsdichte und Biomasse

a) Gastropoda, die durch Auswaschen ausgelesen wurden

Gehäusegröße 1 - 10 mm

Tabelle 13 Populationsdichte der kleinen Schnecken in den verschiedenen Bodenschichten, angegeben in Individuen pro m²

(Mittelwerte aus 5 Probennahmen
von Mai bis Oktober 1975)

	Ganzlaub- schicht	Halblaub- schicht	Humus- schicht	Lehm- schicht	Insge- samt
Ind/m ²	59	72	275	44	450
$s_{\bar{x}}$	17,9	14,7	54,9	7,2	19,1

$s_{\bar{x}}$: Standardabweichung des Mittelwertes

Deutliche jahreszeitliche Unterschiede in der Populationsdichte wurden bei den 5 Probennahmen nicht gefunden.

Die meisten der kleinen Schnecken (61 %) leben in der Humusschicht.

Wird die Dichte, wie in Abschnitt 2.5.1.1 besprochen, auf das Gewicht der jeweiligen Bodenschicht bezogen, so ergibt sich für die beiden Streuschichten eine Dichte von je 0,2 Gastropoda/g Streu,

für die Humusschicht dagegen nur eine Dichte von 0,03 Gastropoda/g Humus.

Bei einer mittleren Populationsdichte von 450 Ind/m² beträgt die Biomasse 378 mg/m².

b) Gastropoda der Handauslese

Gehäusegröße 10 - 25 mm

Da sich keine jahreszeitlichen Schwankungen der Populationsdichte zeigten, wurde auf eine Darstellung der Monatswerte verzichtet. Die Populationsdichte beträgt 0,5 Ind/m² ($s_{\bar{x}}^-$: 0,2), die Biomasse 47 mg/m².

c) Gastropoda, deren Dichte durch Abbrennen eines Areals bestimmt wurde

Gehäusegröße über 25 mm

Für die großen Schnecken gilt das gleiche wie für Oxobolus. Da die Populationsdichte nur einmal, am 28.4.75, bestimmt wurde, konnten jahreszeitliche Schwankungen nicht festgestellt werden.

In den 8 untersuchten Teilarealen von je 50 m² (siehe 2.5.5) wurden durchschnittlich 1,25 ($s_{\bar{x}}^-$: 0,2) große Schnecken gefunden. Das entspricht einer Dichte von 0,03 Ind/m². Die Biomasse, die an vergleichbar großen lebenden Schnecken, von denen vorher das Gehäuse entfernt worden war, bestimmt wurde, beträgt 269 mg/m².

d) Populationsdichte und Biomasse aller Schnecken

Die Populationsdichte aller Schnecken beträgt 451 Ind/m², die Biomasse 694 mg/m².

3) Korrelationen mit den Umweltfaktoren

Mit den Gruppen der großen und kleinen Schnecken konnten keine Korrelationsanalysen durchgeführt werden, da die Dichtebestimmungen nur aus einem bzw. einigen Monaten stammen.

Die Schnecken der Handauslese zeigten keinerlei Korrelationen mit den Umweltfaktoren.

4) Nahrung

Große Schnecken und Schnecken der Handauslese wurden im Labor über 10 Wochen lang mit Streunahrung gehalten und fraßen, wie Kotproben zeigten, auch davon.

Mason (1974) analysierte den Kot von 7 verschiedenen europäischen Waldschnecken und fand ebenfalls, daß sie sich hauptsächlich von totem Pflanzenmaterial ernähren.

5) Berechnung der Nahrungsmenge über den Sauerstoffverbrauch

a) Berechnung des veratmeten Sauerstoffes

Dunger (1968) gibt für Schnecken generell einen Sauerstoffverbrauch von $280 \text{ mm}^3/\text{g/h}$ an. Diese Angabe bezieht sich auf das Lebendgewicht der Tiere ohne Haus, wie auch meine Biomassebestimmungen Werte ohne Haus zur Grundlage haben.

Bei einer Biomasse von 694 mg/m^2 für alle Schnecken werden demnach

$$694 \times 10^{-3} \times 280 \times 10^{-3} \times 24 \times 365 = 1\,702 \text{ cm}^3/\text{m}^2 \text{ und Jahr}$$

an Sauerstoff veratmet. Das entspricht einer Kalorienmenge von

$$1\,702 \times 10^{-3} \times 4,8 = 8,1 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

b) Berechnung der Nahrungsmenge mit Hilfe der Assimilationsrate

Nach Mason (1974) beträgt die Assimilationsrate von Schnecken bei Aufnahme von Streufutter 50 %.

Das heißt, die tatsächlich verbrauchte Nahrungsmenge ist doppelt so hoch wie die Menge an veratmetem Sauerstoff:

$$8,1 \times 2 = 16,2 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

=====

6) Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren

Williams (1941), der in einem Regenwald in Panama die Bodenfauna untersuchte, gibt zwar keine Dichtewerte an, fand aber, daß Schnecken einen Anteil von 0,4 bis 1,7 % an der gesamten von ihm erfaßten Bodenfauna ausmachten. Der Wert ist in Seacté ähnlich; die Schnecken haben einen Anteil von 1,04 % an der Gesamtfaua.

Goodnight and Goodnight (1956), die einen Regenwald in Mexico untersuchten, geben nur an, daß Schnecken häufig waren.

Mason (1974), der quantitative Untersuchungen über Schnecken in einem englischen Buchenwald durchführte, fand durchschnittlich 489 Ind/m^2 mit einer Biomasse von 699 mg/m^2 , die 0,35 bis 0,72 % der anfallenden Buchenstreu verzehrten. Diese Werte sind denen von Seacté sehr ähnlich: 451 Ind/m^2 bei einer Biomasse von 694 mg/m^2 und ein Streuverzehr von 0,33 % der Gesamtstreu bzw. 0,46 % der Laubstreu.

3.2.5 INSEKTENLARVEN

1) Systematische Einteilung

Der größte Teil der Insektenlarven besteht aus Dipterenlarven, weiterhin fanden sich Larven von Carabiden, Lampyriden, Elateriden, Staphyliniden und anderen.

2) Populationsdichte und Biomasse

a) Insektenlarven der Tullgrenauslese

Länge der Tiere: 1 - 10 mm

Die monatlichen Dichtewerte für jede Bodenschicht sind in Tabelle 14 aufgeführt. Wie die kleinen Schnecken und Diplopoden, so lebt auch der größte Teil der Insektenlarven der Tullgrenauslese in der Humusschicht (56 %). Weitere 35 % leben in den beiden Streuschichten und nur 10 % wurden in der Lehmschicht gefunden.

Berechnet man die Dichte, wie in Abschnitt 2.5.1.1 besprochen, nicht pro Quadratmeter, sondern pro Gramm Bodenschicht, so zeigt sich in der Humusschicht mit 0,09 Ind/g Humus die geringste Dichte. In der Ganz- und Halblaubschicht dagegen liegen die Werte bei 0,50 bzw. 0,72 Ind/g Streu.

In den einzelnen Schichten zeigt sich kein signifikanter jahreszeitlicher Wechsel der Populationsdichte (Tabelle 14), die Werte der Gesamtpopulation aber sind in den Monaten März bis September signifikant geringer (durchschnittlich 875 Ind/m^2) als in den anderen Monaten (durchschnittlich 2021 Ind/m^2), worauf in Absatz 3, Korrelation mit der Lufttemperatur, eingegangen wird.

Die Biomasse der Insektenlarven der Tullgren-
auslese beträgt $160,2 \text{ mg/m}^2$, die mittlere Popu-
lationsdichte $1\,417 \text{ Ind/m}^2$ (Tabelle 14). Davon
entfallen:

$1\,275 \text{ Ind/m}^2$ bzw. $129,9 \text{ mg/m}^2$ auf die humipha-
gen Insektenlar-
ven und

142 Ind/m^2 bzw. $30,3 \text{ mg/m}^2$ auf die zoophagen
Insektenlarven.

b) Insektenlarven der Handauslese

Länge der Tiere: über 10 mm

Da sich keine jahreszeitlichen Schwankungen der
Populationsdichte zeigten, wurde auf eine Darstel-
lung der Monatswerte verzichtet.

Die Populationsdichte beträgt im Jahresmittel
 $3,1 \text{ Ind/m}^2$ ($s_{\bar{x}} = 0,4$), die Biomasse 249 mg/m^2 .
Davon entfallen:

$2,6 \text{ Ind/m}^2$ bzw. 210 mg/m^2 auf die humiphagen In-
sektenlarven und

$0,5 \text{ Ind/m}^2$ bzw. 39 mg/m^2 auf die zoophagen In-
sektenlarven.

c) alle Insektenlarven

Insgesamt beträgt die Populationsdichte der In-
sektenlarven aus der Tullgren- und Handauslese
 $1\,421 \text{ Ind/m}^2$ und die Biomasse 409 mg/m^2 . Davon
entfallen

$1\,278 \text{ Ind/m}^2$ bzw. 340 mg/m^2 auf die humiphagen
Insektenlarven und

142 Ind/m^2 bzw. 69 mg/m^2 auf die zoophagen
Insektenlarven.

Tabelle 14 Populationsdichte der Insektenlarven der Tullgren-
auslese von Januar bis Dezember 1975, angegeben in
Individuen/m²

(siehe auch 3.2.5, Absatz 2 und 3)

Monat	Ganzlaub- schicht	Halblaub- schicht	Humus- schicht	Lehm- schicht	Insgesamt	Lufttemperatur 1975 (°C)
J	92	180	1 260	180	1 712	15
F	370	470	2 050	550	3 440	16
M	10	125	875	50	1 060	19
A	135	175	425	50	785	20
M	40	230	450	0	720	21
J	35	160	450	75	720	21
J	210	520	700	100	1 530	20
A	225	527	325	150	1 227	20
S	210	330	250	75	865	20
O	170	235	1 400	50	1 855	17
N	230	610	75	150	1 065	16
D	65	695	1 200	75	2 035	16
Mittelwert	149	355	788	125	1 417	
$s_{\bar{x}}$	30,6	57,4	168,5	41,3	225,8	

$s_{\bar{x}}$: Standardabweichung des Mittelwertes

3) Korrelationen mit den Umweltfaktoren

a) Unterschiede in der jährlichen mittleren Populationsdichte der Tages- und Nachtstunden bei den Insektenlarven der Handauslese

Die Jahresmittelwerte der Populationsdichte während der Tagesstunden unterscheiden sich nicht von denen der Nachtstunden, d. h. die Insektenlarven verlassen die Bodenschichten nicht wie z. B. ein Teil der Diplopoden der Handauslese. Das ist verständlich, da die Larvenstadien meist relativ unbeweglich sind.

b) Korrelationen der Monatsdurchschnittswerte mit den Umweltfaktoren

Tabelle 15 Monatliche Populationsdichtewerte der Insektenlarven korreliert mit den Umweltfaktoren

Bodenschichten	Lufttemperatur (°C)	Niederschlagsmenge (mm)	Laubschichtdicke
a) <u>Tullgrenauslese</u>			
Larven der:			
Ganzlaubschicht	- 0,22	0,16	<u>- 0,51</u>
Halblaubschicht	- 0,41	0,30	<u>- 0,62</u>
Humusschicht	- 0,46	- 0,22	0,17
Lehmschicht	- 0,44	0,07	- 0,02
Gesamtpopulation	<u>- 0,78</u>	0,09	- 0,33
b) <u>Larven der Handauslese:</u>			
	- 0,36	0,48	<u>- 0,85</u>

Die unterstrichenen Werte sind signifikant ($p \leq 0,05$).

Korrelationen mit der Lufttemperatur

Siehe Tabelle 15

Sowohl die kleineren Insektenlarven der Tullgrenaulese als auch die größeren der Handauslese haben die Tendenz zu negativer Korrelation mit der Lufttemperatur, sie scheinen also höhere Temperaturen zu meiden. Signifikant ist allerdings nur die Korrelation mit der Gesamtpopulation der Tullgrenaulese. Diese negative Korrelation mit der Lufttemperatur erklärt auch die Dichteschwankungen der Gesamtpopulation (siehe Tabelle 14 und Absatz 2 a).

Korrelationen mit der Niederschlagsmenge

Mit der Niederschlagsmenge zeigten sich keine signifikanten Korrelationen.

Korrelationen mit der Laubschichtdicke

Siehe Tabelle 15

Auch hier zeigt sich, wie schon bei der Temperatur, bei den beiden Gruppen der Hand- und Tullgrenaulese die gleiche Tendenz. Hohe Laubschichtdicke, d. h. viel frischgefallenes Laub wird gemieden. Sehr stark ist die Korrelation bei den Tieren der Handauslese; bei den Larven der Tullgrenextraktion beschränkt sich die Korrelation auf die Schichten, in denen die Veränderungen unmittelbar wahrgenommen werden: auf die Ganzlaub- und Halblaubschicht.

4) Nahrung

Eigene Untersuchungen zur Nahrungswahl der Insektenlarven wurden nicht durchgeführt.

Dipterenlarven, die den überwiegenden Teil der Juvenilstadien ausmachen, sind Erstzersetzer; für sie bildet Fallaub den Hauptanteil der Nahrung (Dunger, 1968; Beck, 1971); sie haben damit als Juvenile eine wesentlich größere Bedeutung für den Stoffwechsel des Bodens als Adulte (Williams, 1941; Beck, 1963).

5) Berechnung der Nahrungsmenge über den Sauerstoffverbrauch

a) Berechnung des veratmeten Sauerstoffes

Die Berechnung erfolgte nach Dunger (1968), der einen Sauerstoffverbrauch von $340 \text{ mm}^3/\text{g/h}$ angibt.

Der jährliche Sauerstoffverbrauch ist demnach:

für Humiphage mit einer Biomasse von 340 mg/m^2 :

$$340 \times 10^{-3} \times 340 \times 10^{-3} \times 24 \times 365 = 1\,013 \text{ cm}^3/\text{m}^2 \text{ und Jahr,}$$

das entspricht einer Kalorienmenge von:

$$1\,013 \times 10^{-3} \times 4,8 = 4,86 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

für Zoonphage mit einer Biomasse von $69,3 \text{ mg/m}^2$:

$$69,3 \times 10^{-3} \times 340 \times 10^{-3} \times 24 \times 365 = 206,4 \text{ cm}^3/\text{m}^2 \text{ und Jahr,}$$

das entspricht einer Kalorienmenge von

$$206,4 \times 10^{-3} \times 4,8 = 0,99 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

b) Berechnung der Nahrungsmenge mit Hilfe der Assimilationsrate

Es wurde die von Dunger (1968) angegebene Assimilationsrate von 10 % verwendet, d. h. die verbrauchte Nahrungsmenge ist 10mal so groß wie die Menge an veratmetem Sauerstoff, das ergibt folgenden Nahrungsverbrauch:

für humiphage Insektenlarven: $4,84 \times 10 =$
 $48,4 \text{ kcal/m}^2$ und Jahr,
für zoophage Insektenlarven: $0,99 \times 10 =$
 $9,9 \text{ kcal/m}^2$ und Jahr.

6) Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren

Williams (1941), der die Bodenfauna eines Regenwaldes in Panama untersuchte, gibt keine Dichtewerte an. Er fand, daß die Insektenlarven 0,72 bis 1,8 % aller von ihm erfaßten Bodentiere ausmachten. In Seacté macht der Anteil der Insektenlarven an der Gesamtbodenfauna etwa doppelt so viel, nämlich 3,3 %, aus.

2.6 ACARI

1) Systematische Einteilung

Die Milben wurden in Oribatiden und Nicht-Oribatiden unterteilt.

2) Populationsdichte und Biomasse

Alle Milben wurden mit der Tullgrenmethode ausgelesen.

a) Oribatiden

In Tabelle 16 sind die Populationsdichten der Oribatiden der einzelnen Bodenschichten, die Jahresmittelwerte und die Standardabweichungen der Mittelwerte angegeben.

Wie aus Tabelle 16 hervorgeht, sind die Oribatiden typische Bewohner der organischen Bodenschichten: 98 % der Gesamtpopulation leben in den drei obersten Schichten und nur 2 % im Lehm. Die Individuendichte pro Quadratmeter zeigt im Jahresdurchschnitt keine signifikanten Unterschiede zwischen Ganzlaub-, Halblaub- und Humusschicht. Auffallend ist aber, daß die Dichten dieser drei Schichten und die Dichte der Gesamtpopulation erhebliche jahreszeitliche Schwankungen aufweisen. Auf die möglichen Ursachen dafür wird in Absatz 3, Korrelationen, eingegangen.

Berechnet man, wie in Abschnitt 2.5.1.1 besprochen, die Dichte der Oribatiden nicht nach Individuen pro Quadratmeter sondern pro Gramm Bodenschicht, so zeigt sich ein deutlicher Unterschied zwischen der Humusschicht mit einer Dichte von nur 0,7 Ind/g Humus und den Streuschichten mit

Tabelle 16 Populationsdichte der Oribatiden von Januar bis Dezember 1975, angegeben in Individuen/m²

Die unterstrichenen Werte liegen über dem Mittelwert der jeweiligen Schicht. Siehe dazu Absatz 3, Korrelation mit den Umweltfaktoren

Monat	Ganzlaub- schicht	Halblaub- schicht	Humus- schicht	Lehm- schicht	Insgesamt
J	4 086	4 311	<u>6 962</u>	349	15 708
F	1 398	5 579	<u>10 415</u>	436	17 828
M	2 527	3 462	4 124	275	10 388
A	<u>6 102</u>	5 940	2 918	474	15 434
M	<u>6 912</u>	4 491	2 796	114	14 313
J	<u>5 186</u>	4 013	2 953	66	12 218
J	<u>6 027</u>	6 513	4 596	417	17 571
A	<u>7 182</u>	<u>8 961</u>	3 810	303	<u>20 256</u>
S	<u>8 947</u>	<u>10 804</u>	5 173	455	<u>25 379</u>
O	3 912	<u>10 377</u>	<u>9 943</u>	967	<u>25 199</u>
N	4 266	<u>10 214</u>	5 277	152	<u>19 909</u>
D	3 226	5 940	<u>10 075</u>	483	<u>19 724</u>
Mittelwert	4 981	6 719	5 754	374	17 828
$s_{\bar{x}}$	622,1	771,5	836,6	68,2	1 333,3

$s_{\bar{x}}$: Standardabweichung des Mittelwertes

16,6 Ind/g Streu für die Ganzlaubschicht und 13,7 Ind/g Streu für die Halblaubschicht. Wenn auch der Unterschied zwischen der Ganzlaub- und der Halblaubschicht nicht hoch ist, so ist es trotzdem erwähnenswert, daß die Oribatiden als einzige Tiergruppe die höchste Dichte pro Gramm Substrat in der obersten Schicht, der Ganzlaubschicht, erreichen.

Bei einer mittleren Populationsdichte von 17 828 Ind/m² beträgt die Biomasse der Oribatiden, berechnet über die Körperlänge (siehe 2.5.1.2), 288,7 mg/m².

b) Nicht-Oribatiden

Da die Verteilung der Nicht-Oribatiden im Jahresverlauf keine signifikanten Schwankungen aufweist, werden nur die Jahresmittelwerte angegeben.

Tabelle 17 Populationsdichte der Nicht-Oribatiden in den verschiedenen Bodenschichten, angegeben in Individuen/m²

(Mittelwerte aus 12 Monatswerten des Jahres 1975 zu je 5 Proben)

	Ganzlaub- schicht	Halblaub- schicht	Humus- schicht	Lehm- schicht	Insgesamt
Ind/m ²	674	1 929	2 478	613	5 694
s _x	82,1	221,3	265,4	81,6	411,6

s_x: Standardabweichung des Mittelwertes

Im Gegensatz zu den Oribatiden, deren Populationsdichte/m² in den drei organischen Bodenschichten nicht signifikant unterschiedlich ist, zeigt sich bei den Nicht-Oribatiden eine signifikant niedrigere Dichte/m² in der Ganzlaubschicht als in der Halblaub- und Humusschicht.

Berechnet man die Dichte pro g Bodenschicht, so wird deutlich die Halblaubschicht mit 3,9 Ind/g Streu bevorzugt, gefolgt von der Ganzlaubschicht mit 2,3 Ind/g Streu. Im Humus beträgt die Dichte pro g Humus nur 0,28 Ind.

Bei einer mittleren Populationsdichte von 5 694 Ind/m² beträgt die Biomasse der Nicht-Oribatiden, berechnet über die Körperlänge der Tiere (siehe 2.5.1.2), 88,2 mg/m².

c) Oribatiden und Nicht-Oribatiden

Die Gesamtdichte aller Milben beträgt im Jahresmittel 23 522 Ind/m², die Biomasse 376,9 mg/m².

3) Korrelationen mit den Umweltfaktoren

a) Oribatiden

Tabelle 18 Monatliche Populationsdichtewerte der Oribatiden korreliert mit den Umweltfaktoren

Oribatiden folgen- der Bodenschichten	Lufttempe- ratur (°C)	Nieder- schläge (mm)	Laubschicht- dicke
Ganzlaubschicht	<u>0,55</u>	0,30	0,00
Halblaubschicht	- 0,12	<u>0,61</u>	<u>- 0,85</u>
Humusschicht	<u>- 0,87</u>	0,19	- 0,38
Lehmschicht	- 0,44	0,09	- 0,38
Gesamtpopulation	- 0,34	<u>0,71</u>	<u>- 0,78</u>

Die unterstrichenen Werte sind signifikant ($p \leq 0,5$).

Korrelationen mit der Lufttemperatur

Daß die Gesamtpopulation der Oribatiden keine signifikante Korrelation mit der Temperatur zeigt, liegt nicht an einer Unempfindlichkeit der Oribatiden gegenüber Temperaturveränderungen, sondern vielmehr daran, daß sich die Reaktionen auf Temperaturveränderungen innerhalb der Schichten auswirken: man kann annehmen, daß bei steigender Temperatur zumindest ein Teil der Population in die oberste Laubschicht wandert, was sich in einer signifikant positiven Korrelation der Population der Ganzlaubschicht mit der Temperatur ausdrückt (0,55).

Sinkt die Temperatur, so ziehen sich die Tiere offensichtlich in die unterste Schicht zurück, was in der hohen negativen Korrelation der Population der Humusschicht mit der Temperatur zum Ausdruck kommt (- 0,87).

Korrelationen mit der Niederschlagsmenge

Hierbei muß beachtet werden, daß zwischen den beiden Umweltfaktoren Laubschichtdicke und Niederschlagsmenge eine signifikante Korrelation von - 0,69 besteht (siehe Abschnitt 3.1.5).

Da bei der Spearman'schen Korrelation für nicht normal verteilte Werte eine partielle Korrelation nicht berechnet werden kann, wurde hier zusätzlich die normale Korrelation und mit diesen Werten (die in diesem Fall den Spearman'schen sehr ähnlich sind), dann die partielle Korrelation berechnet.

Sowohl für die Oribatiden der Halblaubschicht als auch für die Gesamtpopulation verschwindet die signifikante Korrelation mit der Nieder-

schlagsmenge, wenn der Einfluß der Laubschichtdicke ausgeschaltet wird. Die Korrelationen mit der Schichtdicke dagegen bleiben sowohl für die Halblaub- als auch für die Gesamtpopulation signifikant, auch wenn der Einfluß der Niederschlagsmenge ausgeschaltet wird. Das heißt, die Korrelationen mit der Niederschlagsmenge sind im wesentlichen eine Folge der Korrelation der beiden Umweltfaktoren miteinander. Eine tatsächliche Beziehung aber kann zwischen Veränderungen der Populationsdichte der Oribatiden und Veränderungen der Laubschichtdicke angenommen werden.

Korrelationen mit der Luftfeuchtigkeit

Wie in Abschnitt 3.1.5 besprochen, wird auf Korrelationen mit der Luftfeuchtigkeit nicht eingegangen, da sie nahezu identisch mit denen der Niederschlagswerte sind, da diese beiden Umweltfaktoren sehr hoch (0,90) miteinander korreliert sind.

Korrelationen mit der Laubschichtdicke

Wie schon in Abschnitt 2.4 erwähnt, mißt die Laubschichtdicke zwar die übereinanderliegenden Blattschichten von Ganz- und Halblaub zusammen, eine hohe Laubschichtdicke bedeutet aber hauptsächlich eine große Menge frischen Falllaubes, also Ganzlaubes. Sobald sich nämlich die Blätter zersetzen und die einzelnen Teile kleiner werden, werden die Zwischenräume zwischen den Laubteilen größer, die Laubschichtdicke sinkt.

Insgesamt ist die Korrelation der Oribatiden mit der Laubschichtdicke signifikant negativ (- 0,78). Am deutlichsten ausgeprägt ist dies

in der Halblaubschicht. Anscheinend halten sich die Oribatiden bevorzugt in dieser Schicht auf, wenn keine neue dicke Laubschicht da ist.

Anders verhält es sich in der Ganzlaubschicht. Ausgerechnet für diese Schicht, in der die Oribatiden unmittelbar von Laubfallveränderungen betroffen sind, besteht keine Korrelation (0,0) mit der Laubschichtdicke. Dies ändert sich, wenn man die zu korrelierenden Daten um drei Monate verschiebt, d. h. wenn die Populationsdichte der Oribatiden aus dem Monat April mit der Schichtdicke vom Januar verglichen wird und so fort. Man erhält dann eine signifikant positive Korrelation von 0,68 ($p = 95 \%$).
Siehe dazu den nächsten Abschnitt.

Betrachtung der Oribatidenpopulationen der verschiedenen Bodenschichten in Abhängigkeit von den Umweltfaktoren

Die Ganzlaubschicht nimmt innerhalb der drei organischen Schichten eine Sonderstellung ein; sie ist dem Wetter, d. h. Temperatur und Feuchtigkeitsveränderungen viel stärker ausgesetzt als die darunterliegenden Schichten.

Auch die Oribatiden der Ganzlaubschicht nehmen innerhalb der Gesamtpopulation der Oribatiden eine Sonderstellung ein und zeigen andere Korrelationen mit den Umweltfaktoren als die Oribatiden der unteren Schichten (Es sei in diesem Zusammenhang noch einmal darauf hingewiesen, daß immerhin 28 % aller Oribatiden in dieser Schicht gefunden wurden, daß es sich dabei also nicht nur um einen geringen Teil der Oribatiden handelt).

Die Populationsdichte der Ganzlaubschicht ist abhängig von Temperatur und Laubschichtdicke. Die Korrelation mit dem Temperaturanstieg ist direkt, die Reaktion auf den starken Laubfall ab Januar dagegen erfolgte, wie oben dargestellt, erst nach drei Monaten (Tabelle 16). Dies ließe sich so interpretieren, daß die Oribatiden der Ganzlaubschicht auf das erhöhte Nahrungsangebot mit verstärkter Reproduktion antworten, was sich dann drei Monate später, im April, in einem sprunghaften Anstieg der Populationsdichte bemerkbar macht.

Möglich wäre allerdings auch, daß drei Monate nach Beginn des Laubfalles, wenn das Laub schon weicher geworden ist, eine Wanderung der Oribatiden tieferer Schichten ins Ganzlaub einsetzt. Zwar bleibt die Population der darunterliegenden Halblaubschicht um diese Zeit (April) konstant, in der Humusschicht aber setzt ab März, mit steigender Temperatur, eine drastische Reduktion der Populationsdichte ein und es ist möglich, daß ein Teil der Oribatiden in die Ganzlaubschicht hinaufwandert. Dafür spricht auch, daß die Gesamtpopulation in diesen Monaten gleichbleibt (Tabelle 16).

Bei der Betrachtung der Halblaubschicht zeigt sich, daß die Dichte der Oribatiden zunimmt (Tabelle 16), wenn die Laubschichtdicke abnimmt. Dazu muß man bedenken, daß die dicke Laubschicht, die sich seit Januar am Boden angesammelt hat, ständig zersetzt wird und dadurch selbst ins Halblaub absinkt, ein Prozeß, der in 4 - 6 Monaten abläuft (Teil I der Dissertation). So kann die Dichteerhöhung im Halblaub einerseits eine

Folge davon sein, daß die Oribatiden, die in diesem dicken Laubpaket leben, mit ihm in die nächst tiefere Schicht gelangen. Andererseits kann auch hier angenommen werden, daß die Oribatiden der Halblaubschicht, wenn ab ca. April die ersten Schichten des Ganzlaubes ins Halblaub gelangen, dort mit erhöhter Reproduktion antworten, was sich in einer Dichtezunahme ab Juli/August auswirken würde. Tatsächlich beginnt auch die Dichte der Gesamtpopulation um diese Zeit zuzunehmen.

In der untersten organischen Schicht, dem Humus, scheinen nur noch Temperaturveränderungen Auswirkungen auf die Dichte zu haben (Tabelle 18). Die stark negative Korrelation mit der Lufttemperatur könnte ein Hinweis darauf sein, daß sich die Tiere in diese Schicht zurückziehen, wenn es weiter oben zu kalt ist und daß sie diese Schicht wieder verlassen, wenn die Temperatur wieder ansteigt.

Was durch die Korrelation nicht zum Ausdruck kommt ist, daß ab Oktober, wenn die Dichte im Humus zunimmt (Tabelle 16), das Fallaub vom Jahresanfang soweit zersetzt ist, daß es dann zu Rohhumus geworden ist (Kramer, in prep.). Es ist also möglich, daß die Populationszunahme der Humusschicht nicht nur eine Folge der sinkenden Temperatur ist, sondern daß dafür auch noch das Absinken des Laubpaketes des ersten Halbjahres verantwortlich ist.

Aus den besprochenen Korrelationen der Oribatidenpopulationen der verschiedenen Bodenschichten mit der Laubschichtdicke, kann man doch annehmen, daß diese laubfressende Tiergruppe sehr sensibel auf Veränderungen ihrer Nahrungsquelle reagiert: drei

Monate nach Beginn des starken Laubfalles setzt eine Populationsdichteerhöhung in der Ganzlaubsschicht ein. Sinkt dieses Laubpaket dann infolge seiner Zersetzung in die Halblaubsschicht ab, so kommt es synchron dazu zu Populationsdichteerhöhungen der Oribatiden in dieser Schicht. Hier zeigt sich deutlich, wie aufschlußreich es ist, die Tiere der einzelnen Bodenschichten getrennt zu analysieren, denn die signifikant negative Korrelation der Gesamtpopulation mit der Laubsschichtdicke (Tabelle 18) könnte sonst zu der Annahme führen, daß Oribatiden Laub meiden.

b) Nicht-Oribatiden

Die Gruppe der Nicht-Oribatiden zeigte keine signifikanten Korrelationen mit den Umweltfaktoren.

4) Nahrung

Über die Art der Nahrung der Milben wurden keine eigenen Untersuchungen durchgeführt.

Für die nachfolgende Energieabschätzung wurde die Gruppe der Oribatiden, wie üblich (Dunger, 1968), zu den Humiphagen gerechnet, die Gruppe der Nicht-Oribatiden zu den Nicht-Humiphagen, obwohl sich unter den Meso- und Prostigmata auch einige humiphage Gruppen befinden, was aber für die Gesamtenergieabschätzung nicht ins Gewicht fällt.

5) Berechnung der Nahrungsmenge über den Sauerstoffverbrauch

a) Berechnung des veratmeten Sauerstoffverbrauches

Die Berechnung des Sauerstoffverbrauches erfolgte nach Dunger (1968). Wie unter 2.5.1.2 erwähnt,

wurden die Milben, getrennt nach Oribatiden und Nicht-Oribatiden in Größenklassen eingeteilt, da jeder Größenklasse ein bestimmtes Gewicht zugeordnet wird (Dunger, 1968), nach dem sich wiederum der Sauerstoffbedarf richtet.

Tabelle 19 Sauerstoffverbrauch der Acari
pro m² und Jahr

Gruppe	Größen- klasse	Gewicht	Anzahl	Biomasse	O ₂ -Ver- brauch	verat- meter Sauer- stoff pro m ² und Jahr (kcal)
	(mm)	(µg)	($\frac{\text{Ind}}{\text{m}^2}$)	($\frac{\text{mg}}{\text{m}^2}$)	($\frac{10^{-3} \text{ mm}^3}{\text{h}}$)	
Oribatiden	< 0,5	6	13 698	82,2	3	1,72
	0,5 - 1	50	4 130	206,5	12	2,07
ORIBATIDEN-						
SUMME:			17 828	288,7		3,79
Nicht-						
Oribatiden	0,5	1	3 636	3,6	2	0,30
	0,5 - 1	27,5	1 891	52,0	26	2,06
	1 - 2	195,0	167	32,6	113	0,79
NICHT-						
ORIBATIDEN-						
SUMME			5 694	88,2		3,15

Zum Vergleich sei hier noch eine Berechnung nach Harding und Stuttgart (1974) angegeben, die größen-unabhängig einen Sauerstoffverbrauch von 324 mm³/g/h

für Oribatiden angeben. Man erhält damit für die Oribatiden einen Wert von $3,91 \text{ kcal/m}^2$ und Jahr, also einen sehr ähnlichen Wert wie nach der Berechnung nach Dunger (Tabelle 19).

b) Abschätzung der Nahrungsmenge mit Hilfe der Assimilationsrate

Eine Zusammenstellung der verschiedenen Assimilationsraten von Milben geben Harding und Stuttart (1974). Danach kann man für makrophytophage Milben, d. h. Milben, die an größeren Pflanzenteilen, wie Blättern fressen, eine Assimilationsrate von 14 % annehmen, während sie für mycrophytophage Milben bei 45 % liegt.

Oribatiden

Da zu den Oribatiden sowohl makro- als auch mikrophytophage Arten gehören und verschiedene Arten sich gleichermaßen von großen wie kleinen Pflanzenteilen ernähren (Schuster, 1956), wurde die Nahrungsmenge zur Hälfte mit einer Assimilationsrate von 14 % und zur Hälfte mit einer Rate von 45 % berechnet, was für die grobe Abschätzung eine hinreichende Genauigkeit darstellt.

Nicht-Oribatiden

Die Gruppe der Nicht-Oribatiden besteht aus Algen- und Pilzfressern, also Mikrophytophagen und Räubern. Da die Assimilationsrate sowohl bei Räubern als auch bei Mycophytophagen hoch liegt, wurde die Nahrungsmenge mit einer einheitlichen Assimilationsrate von 45 % (Harding und Stuttart, 1974) berechnet.

Danach ergibt sich folgende Berechnung der Nahrungsmenge:

Oribatiden:

Der veratmete Sauerstoff beträgt $3,79 \text{ kcal/m}^2$ und Jahr, davon entfallen je 1,9 kcal auf die Makro- und die Mikrohumiphagen (siehe oben). Damit ergibt sich folgende Berechnung des jährlichen Nahrungsverbrauches:

Makrohumiphage: $1,9 \times 100 : 14 = 13,6 \text{ kcal/m}^2$
und Jahr.

Mikrohumiphage: $1,9 \times 100 : 45 = 4,2 \text{ kcal/m}^2$
und Jahr.---

Oribatiden - Insgesamt: $17,8 \text{ kcal/m}^2$
und Jahr.

Nicht-Oribatiden:

Der veratmete Sauerstoff beträgt $3,15 \text{ kcal/m}^2$ und Jahr, die Assimilationsrate 45 % (siehe oben). Damit ergibt sich folgende Berechnung des jährlichen Nahrungsverbrauches:

Nicht-Oribatiden: $3,15 \times 100 : 45 = 7,0 \text{ kcal/m}^2$
und Jahr.

6) Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren

Milben sind zahlenmäßig die weitaus häufigsten Tiere; in Seacté stellen sie 71 % der Tullgren-tiere und 54 % aller Bodentiere. (Ihre Biomasse beträgt allerdings nur 3. % der gesamten Biomasse).

Einen ähnlich hohen Anteil von Milben an der Tullgrenfauna fand Hütther (1966) in Bodenproben von El Salvador: 79 %. Bei Williams dagegen betrug der Anteil nur 26 % an Milben in Tullgrenproben aus einem Regenwald in Panama; dieser Wert stammt allerdings aus der dortigen Trockenzeit. (Januar bis April). Beck (1971) gibt für neotropische Böden allgemein einen Anteil von 68 - 82 % an der Tullgrenfauna an.

Berechnet auf den Quadratmeter beträgt die mittlere Dichte der Milben in Seacté 23525 Individuen. Ein relativ geringer Wert verglichen mit dem Wert von 72000 Milben/m², den Beck (zitiert aus Fittkau und Klinge, 1973) in einem terra-firma-Wald des Amazonasgebietes fand. Dieser Unterschied kann daher kommen, daß, wie Volz (1967) feststellte, in Böden, in denen große Streuzersetzer fehlen, die Zahl der kleinen humiphagen Bodentiere zunimmt. Im Gegensatz zu Seacté, wo Regenwürmer und große Diplopoden zur Streuumsetzung beitragen, fehlen diese Tiergruppen am Amazonas (Beck, 1971).

Daß Oribatiden Vertikalwanderungen durchführen (wie das bei der Besprechung der Oribatiden und ihren Korrelationen mit den Umweltfaktoren, als Möglichkeit erwähnt wurde) hält auch Wallwork (1967) für möglich. Er stellte fest, daß verschiedene Oribatidenarten während des Winters im Ganz- und Halblaub abnehmen und im Humus zunehmen. Diese Untersuchung wurde allerdings an Oribatiden der gemäßigten Zone durchgeführt.

.2.7 COLLEMBOLA

1) Systematische Einteilung

Die Collembolen wurden zur Bestimmung der Biomasse in folgende Gruppen aufgeteilt:

Isotomidae, Entomobryonidae, Poduridae, Sminthuridae und Onychiuridae.

Für alle anderen Berechnungen wurden sie als eine Gruppe behandelt.

2) Populationsdichte und Biomasse

In Tabelle 20 sind die Populationsdichten der Collembolen der einzelnen Bodenschichten, die Jahresmittelwerte und die Standardabweichungen der Mittelwerte angegeben.

Wie bei anderen kleinen humiphagen Bodentieren (eine Ausnahme machen nur die Oribatiden), so wurden auch von den Collembolen die meisten (68 %) in der Humusschicht gefunden.

Jahreszeitliche Schwankungen treten nur in den beiden Streuschichten auf: In der Ganzlaubschicht wurden von Mai bis August signifikant mehr Collembolen (durchschnittlich 436 Ind/m^2) gefunden als in den übrigen Monaten des Jahres (durchschnittlich 109 Ind/m^2). In der Halblaubschicht war die Dichte in den Monaten April bis September signifikant höher (durchschnittlich 942 Ind/m^2) als in den übrigen Monaten (durchschnittlich 321 Ind/m^2). Siehe dazu Absatz 3, Korrelationen.

Berechnet man, wie in Abschnitt 2.5.1.1 besprochen, die Dichte nicht pro Quadratmeter, sondern pro Gramm Bodenschicht, so steht die Halblaubschicht mit einer Dichte von $1,3 \text{ Ind/g}$ Streu an erster Stelle, gefolgt von der Ganzlaubschicht mit $0,7 \text{ Ind/g}$

Streu. Am geringsten ist nach dieser Berechnung die Dichte im Humus mit nur 0,3 Ind/g Substrat.

Die Biomasse der Collembolen, berechnet über die Körperlänge (siehe Tabelle 21 und Abschnitt 2.5.1.2) beträgt $121,1 \text{ mg/m}^2$, die mittlere Populationsdichte $4\ 208 \text{ Ind/m}^2$ (Tabelle 20).

Tabelle 20 Populationsdichte der Collembolen von
Januar bis Dezember 1975, angegeben in
Ind/m².

Die unterstrichenen Monate zeigen eine
signifikant höhere Populationsdichte
als die restlichen Monate derselben
Schicht. Siehe dazu 3.2.7.3, Korrelationen.

Monat	Ganzlaub- schicht	Halblaub- schicht	Humus- schicht	Lehm- schicht	Insgesamt
J	104	324	1020	20	1468
F	160	520	3400	250	4330
M	35	215	2150	1350	3750
A	115	<u>1350</u>	3975	1800	7240
M	<u>370</u>	<u>770</u>	2300	150	3590
J	<u>320</u>	<u>490</u>	1850	125	2785
J	<u>540</u>	<u>1255</u>	2975	375	5145
A	<u>515</u>	<u>986</u>	2450	275	4226
S	175	<u>800</u>	4375	725	6075
O	125	440	5875	350	6790
N	130	320	1075	325	1850
D	30	105	2972	150	3257
Jahres- mittel:	218	631	2868	491	4208
s _x	50,7	116,4	403,8	157,2	528,2

s_x : Standardabweichung des Mittelwertes

3) Korrelationen mit den Umweltfaktoren

Signifikante Korrelationen bestehen nur zwischen den Collembolen der Laubschichten und der Lufttemperatur:

Ganzlaubschicht: + 0,55

Halblaubschicht: + 0,66

Der in Absatz 2 besprochene Anstieg der Collembolenpopulationen der Laubschichten fällt in die Monate mit höherer Temperatur. Es bleibt aber offen, ob es sich dabei um eine Vermehrung der in diesen Schichten lebenden Collembolen handelt oder ob in den wärmeren Monaten Tiere der unteren Schichten nach oben wandern.

Da sich in den beiden Laubschichten, verglichen mit der Humusschicht, relativ wenige Collembolen aufhalten, hat der Dichteanstieg keine deutliche Auswirkung auf die Gesamtpopulation.

4) Nahrung

Eigene Untersuchungen wurden nicht durchgeführt. Schaller (1962), Kühnelt (1950), Healey (1970) und Harding und Stuttart (1974) geben an, daß verschiedene Arten zwar frisches Fallaub abgreifen können, daß aber bereits zersetztes pflanzliches Material bevorzugt wird. Außerdem werden auch Pilzhyphen und -sporen gefressen.

5) Berechnung der Nahrungsmenge über den Sauerstoffverbrauch

a) Berechnung des veratmeten Sauerstoffes

Nach der Methode von Dunger (1968) wurde die Menge des veratmeten Sauerstoffes nach der systematischen Gruppe und der Körperlänge der Collembolen berechnet (siehe 2.5.1.2). Eine Aufstellung findet sich in Tabelle 21. Die Menge des von Collembolen veratmeten Sauerstoffes beträgt:

$$954 \text{ cm}^3/\text{m}^2 \text{ und Jahr.}$$

Das entspricht einer Kalorienmenge von:

$$954 \times 10^{-3} \times 4,8 = 4,6 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

b) Berechnung der Nahrungsmenge mit Hilfe der Assimilationsrate

Luxton (1972, zitiert nach Harding and Stuttart 1974) gibt für Collembolen eine mittlere Assimilationsrate von 45 % an, d.h. die Menge an veratmeten Sauerstoff entspricht:

$$4,6 \times 100 : 45 = 10,2 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

6) Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren

Beck (1971) gibt an, daß der Anteil der Collembolen an der Tullgrenfauna in neotropischen Regenwäldern zwischen 9 und 22 % liegt. Dies stimmt gut mit den Werten von Seacté überein, wo die Collembolen 12 % der Tullgrenfauna ausmachen.

Winter (1963) fand in einem Bergwald in Peru einen Anteil von 22 % Collembolen an der Tullgrenfauna, Williams sogar 32 - 37 %, was den von Beck angegebenen Bereich von 9 - 22 % weit überschreitet und auch die in Seacté gefundenen Werte um mehr als das Doppelte übertrifft.

Ebenfalls 12 % Collembolen fand Hütter (1966) in Proben verschiedener Böden aus El Salvador.

Tabelle 21

Berechnung des von den Collembolen veratmeten Sauerstoffes, angegeben in cm^3/m^2 und Jahr. Siehe dazu Abschnitt 2.5.1.2

Collembolengruppe	Größenklasse (mm)	Gewicht (μg)	Anzahl $\left(\frac{\text{Ind}}{\text{m}^2}\right)$	Biomasse $\left(\frac{\text{mg}}{\text{m}^2}\right)$	Sauerstoff- verbrauch $\left(\frac{10^{-3}\text{mm}^3}{\text{h}}\right)$	veratmete Sauerstoff- menge $\left(\frac{\text{cm}^3}{\text{m}^2 \text{ Jahr}}\right)$
Isotomidae:	- 0,5	1,5	237	0,36	3	6,2
	0,5- 1	10	2283	22,83	12	240,0
	1 - 2	80	446	35,68	57	222,7
Entomobryonidae:	-0,5	1,5	36	0,05	3	1,0
	0,5 -1	10	334	3,34	12	12,6
	1 - 2	100	284	28,40	68	169,2
	> 2	350	57	19,95	170	84,9
Poduromorpha:	-0,5	1,5	64	0,10	3	1,7
	0,5-1	10	306	3,06	62	166,2
	1 -2	100	32	3,20	68	19,1
Sminthuridae:	-0,5	5	12	0,06	7	0,7
	0,5-1	50	77	3,85	40	27,0
Onychiuridae:	-0,5	1	10	0,01	2	0,2
	0,5-1	8	31	0,25	10	2,7
Alle Collembolen:			4209	121,1		954,2

3.2.8 APTERYGOTE INSEKTEN OHNE COLLEMBOLEN

1) Systematische Einteilung

Die Gruppe der apterygoten Insekten wurde in Humiphage und Zoophage geteilt. Zur Gruppe der Humiphagen gehören Campodeidae, Protura, Zygentoma und Archaeognatha, die Gruppe der Zoophagen besteht nur aus Japygidae.

2) Populationsdichte und Biomasse

Alle apterygoten Insekten stammen nur aus der Tullgrenauslese.

a) humiphage Apterygota

Signifikante jahreszeitliche Schwankungen zeigten sich weder bei den Populationen der einzelnen Bodenschichten noch bei der Gesamtpopulation, weshalb in der Tabelle nur die Jahresmittelwerte aufgeführt werden.

Tabelle 22 Populationsdichte der humiphagen Apterygota in den verschiedenen Bodenschichten im Jahr 1975, angegeben in Individuen/m²
(Mittelwerte aus 12 Monatswerten zu je 5 Proben)

	Ganzlaub- schicht	Halblaub- schicht	Humus- schicht	Lehm- schicht	Insgesamt
Ind/m ²	18	67	460	87	632
s _x	10,2	16,1	86,5	24,9	91,3

s_x : Standardabweichung des Mittelwertes

Wie viele kleine humiphage Bodentiere (Insektenlarven, Diplopoden und Isopoden der Tullgrenauslese und Collembolen) so sind auch die apterygoten Insekten in der Humusschicht am häufigsten; 73 % der Gesamtpopulation wurden dort gefunden. In der Lehmschicht leben 14 % und in der Halblaubschicht 10 %; am geringsten ist die Anzahl in der Ganzlaubschicht, wo nur 3 % gefunden wurden.

Berechnet man die Dichte, wie in Abschnitt 2.5.1.1 dargelegt, nicht pro Quadratmeter, sondern pro Gramm Bodenschicht, so steht, wie auch bei den Collembolen, die Halblaubschicht mit einer Dichte von 0,14 Ind/ g Streu an erster Stelle. In der Ganzlaub- und Humusschicht beträgt die Dichte nur 0,06 bzw. 0,05 Ind/ g Substrat.

Die Biomasse der humiphagen Apterygota beträgt 223,3 mg/m², die mittlere Populationsdichte 632 Ind/m² (Tabelle 22).

b) Japygidae (=zoophage Apterygota)

Da in keiner Schicht signifikante jahreszeitliche Schwankungen auftraten, wurden in die Tabelle nur die Jahresmittelwerte aufgenommen:

Tabelle 23 Populationsdichte der Japygidae in den verschiedenen Bodenschichten im Jahr 1975, angegeben in Individuen/m² (Mittelwerte aus 12 Monatswerten zu je 5 Proben)

	Ganzlaub- schicht	Halblaub- schicht	Humus- schicht	Lehm- schicht	Insgesamt
Ind/m ²	0	11	142	65	218
$s_{\bar{x}}$	0,0	3,2	22,5	15,5	28,2

$s_{\bar{x}}$: Standardabweichung des Mittelwertes

Die Dichte der Japygidae, berechnet pro Quadratmeter ist in der Humusschicht mit Abstand am höchsten (Tabelle 23).

Berechnet man die Dichte pro Gramm Bodenschicht, wie das für die drei organischen Bodenschichten möglich ist (siehe 2.5.1.1), so zeigen Halblaub- und Humusschicht die gleiche Dichte von 0,02 Ind./g Substrat.

Die Biomasse der Japygidae beträgt bei einer mittleren Dichte von 218 Ind/m² 152,6 mg/m².

c) Alle Apterygota

Die Populationsdichte aller Apterygota beträgt 850 Ind/m², die Biomasse 375,9 mg/m².

3) Korrelationen mit den Umweltfaktoren

Signifikante Korrelationen mit den Umweltfaktoren zeigten sich weder bei den humiphagen noch bei den zoophagen Apterygoten.

4) Nahrung

Eigene Untersuchungen wurden nicht durchgeführt. Die Japygiden sind zoophag, (Köstner, 1973) die übrigen Apterygota humiphag.

5) Berechnung der Nahrungsmenge über den Sauerstoffverbrauch

a) Berechnung des veratmeten Sauerstoffes

α) Humiphage Apterygota

Die Berechnung erfolgte nach Dunger (1968),
der einen Sauerstoffverbrauch von $340 \text{ mm}^3/\text{g/h}$
angibt.

Bei einer Biomasse von $223,3 \text{ mg/m}^2$ ergibt das
einen Sauerstoffverbrauch von:

$$223,3 \times 10^{-3} \times 340 \times 10^{-3} \times 24 \times 365 = 665,1 \text{ cm}^3/\text{m}^2 \\ \text{und Jahr.}$$

Das entspricht einer Kalorienmenge von:

$$665,1 \times 10^{-3} \times 4,8 = 3,2 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

β) Japygidae

Die Berechnung erfolgte mit einem Sauerstoff-
verbrauch von $580 \text{ mm}^3/\text{g/h}$, den Dunger (1968)
für die ebenfalls räuberisch lebenden Chilopoda
angibt.

Bei einer Biomasse von $152,6 \text{ mg/m}^2$ ergibt das
einen Sauerstoffverbrauch von:

$$152,5 \times 10^{-3} \times 580 \times 10^{-3} \times 24 \times 365 = 775,3 \text{ cm}^3/\text{m}^2 \\ \text{und Jahr.}$$

Das entspricht einer Kalorienmenge von:

$$775,3 \times 10^{-3} \times 4,8 = 3,72 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

b) Berechnung der Nahrungsmenge mit Hilfe der
Assimilationsrate

α) Humiphage Aberygota

Als Assimilationsrate wurde, wie bei Collembolen
(siehe Abschnitt 3.2.7.5) 45 % angenommen, d.h.
die Menge an veratmeten Sauerstoff entspricht
45 % der aufgenommenen Nahrung:

$$3,2 \times 100 : 45 = \underline{\underline{7,1 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}}}$$

ß) Zoophage Apterygota

Es wurde die von Dunger (1968) angegebene Assimilationsrate von 10 % verwendet, d.h. die Nahrungsmenge ist zehnmal so hoch wie die Menge an veratmeten Sauerstoff:

$$3,72 \times 10 = \underline{\underline{37,2 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr}}}$$

6) Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren

Quantitative Untersuchungen über apterygote Insekten (ohne Collembolen) im tropischen Regenwald liegen nicht vor.

3.2.9

BLATTODEA

1) Systematische Einteilung

Eine systematische Aufteilung wurde nicht vorgenommen.

2) Populationsdichte und Biomasse

Schaben wurden nur durch Handauslese gefangen.

Größe der Tiere: ab 1 mm

Die Populationsdichte beträgt im Jahresmittel $4,3 \text{ Ind/m}^2$, $s_x = 0,4$, die Biomasse 314 mg/m^2 .

Es bestehen keine signifikanten, jahreszeitlichen Schwankungen der Populationsdichte, weshalb die einzelnen Monatswerte nicht aufgeführt werden.

3) Korrelationen mit den Umweltfaktoren

a) Unterschiede in der jährlichen mittleren Populationsdichte der Tages- und Nachtstunden

Tabelle 24 Jahresmittelwerte der Populationsdichten der Schaben zu den verschiedenen Tageszeiten

(Mittelwerte aus den Fängen von März 1975 - März 1976)

Uhrzeit	4 ⁰⁰	8 ⁰⁰	12 ⁰⁰	16 ⁰⁰	20 ⁰⁰	0 ⁰⁰
Ind/m^2	<u>5,4</u>	3,3	2,9	3,0	<u>5,8</u>	<u>5,5</u>

Während der Nachtstunden (unterstrichene Werte) finden sich signifikant mehr Schaben am Waldboden als bei Tage ($p = 0,01$), was darauf schließen läßt, daß sich ein Teil dieser nachtaktiven Tiere tagsüber in morschen Stämmen, unter Rinden oder in Felsennischen aufhält und diese Verstecke erst in der Dämmerung verläßt.

b) Korrelationen der Monatsdurchschnittswerte mit den Umweltfaktoren

Es zeigten sich keine signifikanten Korrelationen.

4) Nahrung

Schaben wurden im Labor 3 Monate lang bei Streunahrung gehalten.

Auch Saito (1976) hielt Schaben aus Regenwäldern West Malaysias im Labor ausschließlich mit Falllaub. Ob sie sich dabei nur von den Blättern selbst oder auch von daran haftenden Pilzen etc. ernähren bleibt für die vorliegende Arbeit unwichtig. Auf alle Fälle fressen sie Falllaub und tragen damit zur Zerkleinerung und Aufarbeitung der Streu bei.

5) Berechnung der Nahrungsmenge über den Sauerstoffverbrauch

a) Berechnung des veratmeten Sauerstoffes

Über den Sauerstoffverbrauch von Schaben gibt es in der Literatur verschiedene Angaben, die geringfügig voneinander abweichen. Sie wurden auf 18 °C umgerechnet und dann aus den Werten ein Mittelwert gebildet, der für die Berechnung herangezogen wurde:

Gunn (1933) untersuchte den Sauerstoffverbrauch von adulten Männchen von *Blatta orientalis*; für 18 °C erhält er einen Wert von $154 \text{ mm}^3/\text{g/h}$.

Bei dem von Engel (1972) angegebenen Wert handelt es sich um einen Mittelwert aus den Messungen von 22 Tieren der Art *Periplaneta americana*; umgerechnet auf 18 °C beträgt der Wert: $203 \text{ mm}^3/\text{g/h}$.

Saito (1976) untersuchte den Sauerstoffverbrauch verschiedener Schabenarten aus einem Tieflandregenwald in West Malaysia, für 18 °C beträgt sein Wert: $159 \text{ mm}^3/\text{g/h}$.

Der Mittelwert aus den 3 Werten beträgt $172 \text{ mm}^3/\text{g/h}$.

Bei einer Biomasse von 314 mg/m^2 wird dann veratmet:

$$314 \times 10^{-3} \times 172 \times 10^{-3} \times 24 \times 365 = 473,1 \text{ cm}^3/\text{m}^2 \text{ und Jahr.}$$

Das entspricht:

$$473,1 \times 10^{-3} \times 4,8 = \underline{2,27 \text{ kcal/m}^2} \text{ und Jahr.}$$

b) Berechnung der Nahrungsmenge mit Hilfe der Assimilationsrate

Als Assimilationsrate gibt Saito (1976) 42 % an. Es ergibt sich also ein Nahrungsverbrauch von:

$$2,27 \times 100 : 42 = 5,4 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

6) Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren

Saito (1976) gibt für einen Regenwald in West Malaysia eine mittlere Dichte von $6,35 \text{ Schaben/m}^2$ und eine Biomasse von 160 mg/m^2 an. In Seacté erreichen die Tiere bei einer Dichte von $4,3 \text{ Ind/m}^2$ eine Biomasse von 314 mg/m^2 , sind also wesentlich schwerer. Saito nimmt an, daß der Sauerstoffverbrauch seiner Schaben im Freiland $5,35 \text{ kcal/m}^2$ beträgt, da er davon ausgeht, daß die im Labor erhaltenen Werte mindestens verdoppelt werden müßten um auf das Freiland übertragbar zu sein.

Dem entspricht in dieser Arbeit die Verdop-
pelung der Werte durch die Gesamtfehlerab-
schätzung (siehe Abschnitt 2.7).

3.2.10 COLEOPTERA

Mit den angewandten Methoden (Tullgren- und Handauslese) konnten die coprophagen Scarabeidae und die in morschen Holzstämmen lebenden xylophagen Passalidae nicht erfaßt werden; allerdings sind sie als Erstzer-setzer der Feinstreu auch nicht von Bedeutung.

1) Systematische Einteilung

Die Käfer wurden in Humiphage und Zoophage aufgeteilt.

Zu den Humiphagen rechnen hauptsächlich Scarabeidae und Ptiliidae, zu den Zoophagen Carabidae und Staphylinidae.

A) HUMIPHAGE COLEOPTERA

2A) Populationsdichte und Biomasse der humiphagen Coleoptera

a) humiphage Coleoptera der Tullgrenausslese

Länge der Tiere: 1 - 10 mm

Weder die Population der einzelnen Bodenschichten noch die Gesamtpopulation zeigten signifikante jahreszeitliche Dichteschwankungen, weshalb in der Tabelle nur die Jahresmittelwerte angegeben werden.

Tabelle 25 Populationsdichte der humiphagen Coleoptera der Tullgrenausslese in den verschiedenen Bodenschichten, angegeben in Individuen/m². (Mittelwert aus 12 Monatswerten des Jahres 1975 mit je 5 Proben)

	Ganzlaub- schicht	Halblaub- schicht	Humus- schicht	Lehm- schicht	Insgesamt
Ind/m ²					
Ptiliidae	10	16	7	6	39
Andere	16	36	46	14	112
Insgesamt	26	52	53	20	151
s _x	9,0	11,2	14,7	7,2	20,9

s = : Standardabweichung des Mittelwertes

Die Gruppe der Ptiliidae wurde gesondert angegeben, da diese winzigen Käfer zwar nicht sehr häufig, wohl aber sehr typisch für tropische Böden sind (Williams 1941, Beck 1963).

Die Dichte pro Quadratmeter ist für die humiphagen Tullgrenkäfer in der Halblaub- und in der Humusschicht gleich hoch (je 35 %). Darin unterschieden sie sich von vielen anderen kleinen humiphagen Bodentieren wie Insektenlarven, Isopoden und Collembolen, von denen der Hauptteil der Population in der Humusschicht alleine konzentriert ist.

Berechnet man die Dichte nicht pro Quadratmeter, sondern, wie in Abschnitt 2.5.1.1 besprochen, pro Gramm organische Bodenschicht, so ist die Schicht mit der höchsten Besiedlungsdichte die Halblaubschicht mit 0,11 Ind/g Streu, gefolgt von der Ganzlaubschicht mit 0,08 Ind/g Streu, am geringsten sind die Werte für die Humusschicht mit 0,01 Ind/g Humus.

Die Biomasse der humiphagen Käfer der Tullgrenauslese beträgt bei einer mittleren Populationsdichte von 151 Ind/m^2 45 mg/m^2 .

b) humiphage Coleoptera der Handauslese

Länge der Tiere ab 10 mm.

Die Populationsdichte zeigte keine signifikanten jahreszeitlichen Schwankungen. Sie beträgt im Jahresmittel $1,0 \text{ Ind/m}^2$ ($s_{\bar{x}} : 0,2$), die Biomasse 54 mg/m^2 .

c) alle humiphagen Coleoptera.

Die Populationsdichte aller humiphagen Coleoptera beträgt 152 Ind/m^2 , die Biomasse 99 mg/m^2 .

3A) Korrelationen der humiphagen Coleoptera mit den Umweltfaktoren

I) Unterschiede in der jährlichen mittleren Populationsdichte der Tages- und Nachtstunden der humiphagen Coleoptera der Handauslese

Tabelle 26 Jahresmittelwerte der Coleoptera der Handauslese zu den verschiedenen Tageszeiten

Uhrzeit	4 ⁰⁰	8 ⁰⁰	12 ⁰⁰	16 ⁰⁰	20 ⁰⁰	0 ⁰⁰
Ind/m^2	0,5	<u>1,6</u>	<u>1,3</u>	<u>1,3</u>	0,8	0,9

Insgesamt findet man tagsüber signifikant mehr humiphage Käfer ($1,4 \text{ Ind/m}^2$) im Waldboden als nachts ($0,7 \text{ Ind/m}^2$) ($p = 0,01$), d.h. ein Teil der Käfer verläßt den Boden nachts.

II) Korrelationen der Monatsdurchschnittswerte mit den Umweltfaktoren

Weder bei den Käfern der Tullgrenauslese noch bei denen der Handauslese zeigten sich signifikante Korrelationen mit den Umweltfaktoren.

4A) Nahrung der humiphagen Coleoptera

Ptiliidae sind nach Raw (1967) humiphag. Die größeren humiphagen Käfer wurden im Labor über 10 Wochen lang mit Streunahrung gehalten. Da Kot abgegeben wurde, ist anzunehmen, daß sie auch davon fraßen.

5A) Berechnung der Nahrungsmenge der humiphagen
Coleoptera über den Sauerstoffverbrauch

a) Berechnung des veratmeten Sauerstoffes

Dunger (1968) gibt einen Sauerstoffverbrauch von $340 \text{ mm}^3/\text{g/h}$ an.

Bei einer Biomasse von 99 mg/m^2 beträgt der Sauerstoffverbrauch dann:

$$99 \times 10^{-3} \times 340 \times 10^{-3} \times 24 \times 365 = 294,9 \text{ cm}^3/\text{m}^2 \text{ und Jahr.}$$

Das entspricht einer Kalorienmenge von:

$$294,9 \times 10^{-3} \times 4,8 = 1,42 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

b) Berechnung der Nahrungsmenge mit Hilfe
der Assimilationsrate

Es wurde die von Dunger (1968) angegebene Assimilationsrate von 10 % verwendet, d. h. die verbrauchte Nahrungsmenge ist zehnmal so hoch wie die Menge an veratmeten Sauerstoff:

$$1,42 \times 10 = 14,2 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

6A) Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren
(humiphage Coleoptera)

Quantitative Angaben über humiphage Käfer tropischer Böden sind selten.

Die in Tabelle 25 aufgeführten Ptiliidae zählen auch Williams (1941) und Beck (1963) zu den typischen Vertretern der tropischen Bodenfauna, wenn sie auch nicht sehr häufig sind.

B) ZOOPHAGE COLEOPTERA

2B) Populationsdichte und Biomasse der zoophagen Coleoptera

a) zoophage Coleoptera der Tullgrenausslese

Länge der Tiere: 1 - 10 mm

Bei den zoophagen Käfern der Tullgrenausslese handelt es sich um Staphylinidae und Carabidae; zwar ist ihre Biomasse gering, doch sind beide Gruppen typische Vertreter des Waldbodens.

α) Staphylinidae

Signifikante jahreszeitliche Dichteschwankungen traten in keiner Schicht auf, weshalb in der Tabelle nur die Jahresmittelwerte aufgeführt werden.

Tabelle 27 Populationsdichte der Staphylinidae der Tullgrenausslese in den verschiedenen Bodenschichten, angegeben in Individuen/m²
(Mittelwerte aus 12 Monatswerten des Jahres 1975 zu je 5 Proben)

	Ganzlaub- schicht	Halblaub- schicht	Humus- schicht	Lehm- schicht	Insgesamt
Ind/m ²	8	14	78	23	123
s_x^-	3,6	5,4	30,5	9,2	42,6

s_x^- : Standardabweichung des Mittelwertes

63 % aller Staphylinidae halten sich in der Humusschicht auf, 19 % in der Lehmschicht. In den beiden Laubschichten leben insgesamt nur 18 % der Staphylinidae.

Berechnet man die Dichte, wie in Abschnitt 2.5.1.1 besprochen, pro Gramm organische Bodenschicht, so zeigt sich in den beiden Laubschichten eine Dichte von je 0,03 Ind/g Streu, die Dichte in der Humusschicht beträgt 0,01 Ind/g Humus.

Die Biomasse der Staphylinidae beträgt 21,4 mg/m², die Dichte im Jahresmittel 123 Ind/m².

β) Carabidae

Bei den Carabiden, die fast ausschließlich der Unterfamilie der Bembidiinae angehören, handelt es sich um winzige Käfer von 1,5 - 2 mm Körperlänge; sie sind die weitaus häufigsten Käfer in den Bodenproben von Seacté.

Die Populationsdichtewerte der Bembidiinae in den einzelnen Schichten und in den verschiedenen Monaten sind in Tabelle 28 angegeben.

Die meisten Bembidiinae leben in der Humusschicht (62 %), 26 % in der Halblaubschicht.

In der Ganzlaubschicht wurden nur 4 % und in der Lehmschicht 8 % der Gesamtpopulation gefunden.

Auffallend ist, daß die Dichte der Bembidiinae im Halblaub und Humus, den beiden Hauptlebensräumen, eine deutliche jahreszeitliche Schwankung aufweist (siehe Tabelle 28). Von Januar bis einschließlich Juni wurden 80 % aller Käfer im Humus gefunden und nur 11 % im Halblaub. Von Juli bis Jahresende fanden sich im Halblaub 42 % und im Humus 43 %, die beiden Schichten sind dann gleich stark besiedelt. Da die Gesamtzahl der Käfer in der zweiten Jahres-

hälfte nicht zunimmt, kann man annehmen, daß ein Teil der Bembidiinae ab Juli ins Halblaub hinaufwandert. Siehe dazu auch den Absatz 3, Korrelationen.

Berechnet man die Dichte, wie in Abschnitt 2.5.1.1 angegeben, pro Gramm organische Bodenschicht, so erhält man für die Ganzlaubschicht eine Dichte von 0,7 Ind/g Streu, für die Halblaubschicht 0,3 Ind/g Streu und für die Humusschicht nur 0,04 Ind/g Humus.

Trotz der relativ hohen Populationsdichte von 569 Ind/m² beträgt die Biomasse der Bembidiinae nur 16,6 mg/m², da die Tiere sehr klein sind.

b) zoophage Coleoptera der Handauslese

Länge der Tiere: ab 10 mm

Bei den zoophagen Coleoptera der Handauslese handelt es sich um Staphylinidae und Carabidae.

Die Populationsdichte beträgt im Jahresmittel 0,7 Ind/m² ($s_{\bar{x}}$: 0,1), die Biomasse 10 mg/m².

Signifikante jahreszeitliche Schwankungen der Populationsdichte wurden nicht festgestellt.

c) alle zoophagen Coleoptera

Die Populationsdichte aller zoophagen Coleoptera beträgt 693 Ind/m², die Biomasse 48 mg/m².

3B) Korrelationen der zoophagen Coleoptera mit den Umweltfaktoren

I) Unterschiede in der jährlichen mittleren Populationsdichte der Tages- und Nachtstunden der zoophagen Coleoptera der Handauslese

Tabelle 28 Populationsdichte der Bembidiinae (Carabidae)
der Tullgrenauslese von Januar bis Dezember
1975, angegeben in Individuen/m²

(Siehe auch Absatz 3 B, Korrelationen)

Monat	Ganzlaub- schicht	Halblaub- schicht	Humus- schicht	Lehm- schicht	Insgesamt
J	4	32	260	0	296
F	20	40	400	100	560
M	0	45	800	25	870
A	30	125	400	150	705
M	0	80	550	0	630
J	5	85	475	0	565
J	85	145	175	125	530
A	45	207	250	25	527
S	15	325	50	0	390
O	30	265	250	25	570
N	0	225	325	25	575
D	0	175	329	100	604
Mittel- wert	20	146	355	48	569
$s_{\bar{x}}$	7,4	27,5	55,9	15,8	41,2

$s_{\bar{x}}$: Standardabweichung des Mittelwertes

Es zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Fängen in den Tages- und denen in den Nachtstunden.

II) Korrelationen der Monatsdurchschnittswerte mit den Umweltfaktoren

a) zoophage Coleoptera der Tullgrenausslese

α) Staphylinidae

Die Staphylinidae der Tullgrenausslese zeigten keine signifikanten Korrelationen mit den Umweltfaktoren.

β) Bembidiinae (Carabidae)

Mit der Lufttemperatur zeigten sich keine signifikanten Korrelationen.

Die Korrelationen mit den Niederschlagsmengen und der relativen Luftfeuchtigkeit sind nahezu identisch, da diese beiden Umweltfaktoren sehr hoch miteinander korreliert sind: 0,90 (siehe Abschnitt 3.1.5). Es wurden deshalb in der folgenden Tabelle nur die Korrelationen mit den Niederschlagsmengen angegeben.

Tabelle 29 Bembidiinae (Carabidae); Korrelationen der monatlichen Dichtewerte mit der Niederschlagsmenge und der Laubschichtdicke

	Ganzlaub- schicht	Halblaub- schicht	Humus- schicht	Lehm- schicht	Insgesamt
Niederschlags- menge	0,15	<u>0,73</u>	<u>- 0,60</u>	- 0,47	- 0,47
Laubschicht- dicke	0,21	<u>- 0,85</u>	<u>0,62</u>	- 0,06	0,20

Die unterstrichenen Werte sind signifikant ($p \leq 0,5$).

Signifikante Korrelationen bestehen nur zwischen den Umweltfaktoren und den beiden Schichten Halblaub und Humus, in denen zusammen 88 % der Bembidiinae leben. Da die Korrelationen in den beiden Bodenschichten gegenläufig sind, kommt es zu keiner signifikanten Korrelation der Gesamtpopulation.

Ab Juni nimmt die Niederschlagsmenge stark zu (siehe Tabelle 2) und ab Juli sinkt die Laubschichtdicke ab (siehe Tabelle 3).

Gleichzeitig damit, ab Juli, wandert offensichtlich ein Teil der Bembidiinae vom Humus in die Halblaubschicht hoch (siehe Tabelle 28). Das zeigt sich in der signifikant positiven Korrelation der Käfer der Halblaubschicht mit den Niederschlagswerten und in einer signifikant negativen Korrelation mit der Laubschichtdicke. Da die Dichtezunahme in der Halblaubschicht auf Kosten der Humusschicht geht, führt das zu gegenläufigen, ebenfalls signifikanten Korrelationen der Humusschicht mit diesen Umweltfaktoren.

Zwischen den beiden Umweltfaktoren Niederschlagsmenge und Laubschichtdicke besteht eine signifikante Korrelation von $-0,69$ (siehe Abschnitt 3.1.5). Da bei der Spearman'schen Korrelationsanalyse für nicht normal verteilte Werte keine partielle Korrelation möglich ist, wurde hier zusätzlich die normale Korrelation berechnet: bei Ausschaltung des Einflusses der Niederschlagsmenge war nur noch die Korrelation der Halblaubschicht mit der Schichtdicke signifikant ($-0,64$). Bei Ausschaltung der Laubschichtdicke kam es zu keinen signifikanten Korrelationen mit den Niederschlagswerten, so daß man annehmen kann, daß die negative Reaktion der Bembidiinae auf die

Erhöhung der Laubschichtdicke die Hauptursache für die Verschiebung der Populationsdichtewerte zwischen Humus und Halblaubschicht ist.

Ob es sich dabei wirklich um eine Reaktion auf die Veränderung der Laubschichtdicke handelt, oder ob die Bembidiinae nur ihren Futtertieren nachgehen, bleibt allerdings offen.

b) zoophage Coleoptera der Handauslese

Die zoophagen Coleoptera der Handauslese zeigten keine signifikanten Korrelationen mit dem Umweltfaktoren.

4B) Nahrung der zoophagen Coleoptera

Eigene Untersuchungen wurden nicht durchgeführt. Sowohl bei den Bembidiinae als auch bei den Staphylinidae handelt es sich um zoophage Bodentiere. Staphylinidae ernähren sich außerdem von toter tierischer Substanz (Williams, 1941).

5B) Berechnung der Nahrungsmenge der zoophagen Coleoptera über den Sauerstoffverbrauch

Die Berechnung erfolgte für alle zoophagen Coleopteragruppen der Tullgren- und der Handauslese gemeinsam.

a) Berechnung des veratmeten Sauerstoffes:

Die Berechnung erfolgte nach Dunger, der für Staphylinidae und Carabidae einen Sauerstoffverbrauch von $370 \text{ mm}^3/\text{g/h}$ angibt. Bei einer Ge-

sambiomasse von 48 mg/m^2 ergibt das einen Sauerstoffverbrauch von:

$$48 \times 10^{-3} \times 370 \times 10^{-3} \times 24 \times 365 = 155,6 \text{ cm}^3/\text{m}^2 \text{ und Jahr;}$$

das entspricht einer Kalorienmenge von:

$$155,6 \times 10^{-3} \times 4,8 = 0,75 \text{ kcal pro m}^2 \text{ und Jahr.}$$

=====

b) Berechnung der Nahrungsmenge mit Hilfe der Assimilationsrate

Es wurde die von Dunger (1968) angegebene Assimilationsrate von 10 % verwendet, d. h. die verbrauchte Nahrungsmenge ist zehnmal so hoch, wie die Menge an veratmetem Sauerstoff:

$$0,75 \times 10 = 7,5 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

=====

6B) Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren (zoophage Coleoptera)

Beck (1963) gibt an, daß in den Tullgrenproben eines tropischen Tieflandregenwaldes in Peru 20 % der Käfer Staphyliniden sind. In Seacté beträgt der Anteil der Staphylinidae an der Gesamtheit der Käfer der Tullgrenfauna 15 %.

6A und B) Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren

Auch hier liegen nur Angaben über den prozentualen Anteil der Käfer an der Tullgrenfauna vor:

Beck (1963) fand in Bodenproben tropischer Regionen in Peru, daß der Anteil der Käfer 3 % der Tullgren-

fauna ausmachte. In einem Regenwald in Panama betrug nach Untersuchungen von Williams (1941) der Anteil an Käfern 2 % und in Seacté liegt der Anteil der Käfer an der Tullgrenfauna ebenfalls bei 2 %.

3.2.11 ISOPODA

1) Systematische Einteilung

Eine systematische Aufteilung wurde nicht vorgenommen.

2) Populationsdichte und Biomasse

a) Isopoda der Tullgrenauslese

Länge der Tiere: bis zu 3 mm.

Signifikante jahreszeitliche Veränderungen der Populationsdichte traten nicht auf, weshalb in der Tabelle nur die Jahresmittelwerte angegeben werden.

Tabelle 30 Populationsdichte der Isopoda der Tullgrenauslese in den verschiedenen Bodenschichten, angegeben in Individuen/m²
(Mittelwerte aus 12 Monatswerten des Jahres 1975, zu je 5 Proben)

	Ganzlaub- schicht	Halblaub- schicht	Humus- schicht	Lehm- schicht	Insgesamt
Ind/m ²	2	5	56	1	64
$s_{\bar{x}}$	1,3	1,6	16,9	1,0	16,2

$s_{\bar{x}}$: Standardfehler des Mittelwertes

Wie die Diplopoden und Insektenlarven der Tullgrenauslese und wie auch die kleinen Schnecken, so halten sich auch die meisten kleinen Isopoda in der Humusschicht auf: 88 % wurden aus dieser Schicht ausgelesen. Im darüberliegenden Halblaub wurden

8 % der Gesamtpopulation gefunden und die vereinzelten Fänge von Isopoden in der obersten und untersten Bodenschicht beruhen wohl eher auf Zufall.

Berechnet man die Dichte der Isopoda, wie in Abschnitt 2.5.1.1 erwähnt, pro Gramm organische Bodenschicht, so erhält man für die drei organischen Schichten eine gleichmäßige Dichte von $0,01 \text{ Ind/m}^2$.

Die Biomasse der Isopoda der Tullgrenauslese beträgt 102 mg/m^2 , die mittlere Populationsdichte 64 Ind/m^2 (Tabelle 30).

b) Isopoda der Handauslese

Länge der Tiere: ab 3 mm

Die Populationsdichte der Isopoda der Handauslese beträgt im Jahresmittel $1,5 \text{ Ind/m}^2$ ($s_{\bar{x}} : 0,4$), die Biomasse 26 mg/m^2 .

Die Populationsdichte war in den Monaten Oktober 1975 bis Februar 1976 deutlich höher (durchschnittlich $2,9 \text{ Ind/m}^2$) als in den restlichen Monaten mit dann durchschnittlich $0,5 \text{ Ind/m}^2$.
Siehe dazu Absatz 3 Korrelationen.

c) alle Isopoda

Die Populationsdichte aller Isopoda beträgt im Jahresmittel 66 Ind/m^2 , die Biomasse 128 mg/m^2 .

3) Korrelationen mit den Umweltfaktoren

A) Unterschiede in der jährlichen mittleren Populationsdichte der Tages- und Nachtstunden bei den Isopoda der Handauslese

Zwischen den Fängen in den Tagesstunden und denen in den Nachtstunden bestehen keine signifikanten Unterschiede, d. h. die Asseln verlassen die Bodenschichten nicht.

B) Korrelationen der Monatsdurchschnittswerte mit den Umweltfaktoren

a) Isopoda der Tullgrenausage

Die Isopoda der Tullgrenausage zeigten keine signifikanten Korrelationen mit den Umweltfaktoren.

b) Isopoda der Handauslese

Die Isopoda der Handauslese zeigen nur mit der Lufttemperatur eine signifikante Korrelation; sie beträgt: $r = - 0,79$, d. h. die Asseln bevorzugen die Monate mit tieferen Temperaturen, daher erklärt sich auch die höhere Populationsdichte in den Monaten Oktober bis Februar (siehe Abschnitt 2).

Daß die kleinen Asseln der Tullgrenausage keine Reaktion auf Temperaturveränderungen zeigen, wohl aber die größeren Tiere der Handauslese liegt vielleicht daran, daß die kleinen Isopoden geschützt in der Humusschicht leben, während sich die Größeren frei zwischen den Schichten bewegen und deshalb auf Temperaturunterschiede sensibler reagieren.

4) Nahrung

Asseln wurden im Labor 8 Wochen lang mit Streunahrung gehalten. Eine regelmäßige Kotproduktion zeigte, daß die Tiere von der angebotenen Streu fraßen.

Da sich die kleinen Asseln der Tullgrenauslese hauptsächlich im Humus aufhalten, ist anzunehmen, daß sie kleinste Streupartikel und evtl. auch den Kot von Erstzersettern fressen.

Nach Edwards (1974) sind Asseln omnivor, fressen aber hauptsächlich an totem und zerfallenem Pflanzenmaterial; Juvenile fressen mehr an weichen Blatteilen. Adulte dagegen die ganzen Blätter mit den Adern. Auch Gere (1956) hielt Asseln mit Eichenfallaub und Dunger (1958) mit dem Fallaub verschiedener Laubbaumarten.

5) Berechnung der Nahrungsmenge über den Sauerstoffverbrauch

a) Berechnung des veratmeten Sauerstoffes

Nach Dunger (1968) beträgt der Sauerstoffverbrauch für Asseln $350 \text{ mm}^3/\text{g/h}$, was sich gut mit den Angaben von Reichle (1968) deckt, der für Asseln von 18 mg Gewicht einen Sauerstoffverbrauch von $334 \text{ mm}^3/\text{g/h}$ angibt.

Bei einer Biomasse von 128 mg/m^2 beträgt der jährliche Sauerstoffverbrauch:

$$128 \times 10^{-3} \times 350 \times 10^{-3} \times 24 \times 365 = 392,5 \text{ cm}^3/\text{m}^2 \text{ und Jahr.}$$

Das entspricht einer Kalorienmenge von:

$$392,5 \times 10^{-3} \times 4,8 = 1,88 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

b) Berechnung der Nahrungsmenge mit Hilfe der Assimilationsrate

Saito (1970) gibt für tropische Asseln eine Assimilationsrate von 45 % an.

Damit ergibt sich ein Nahrungsverbrauch von:

$$1,88 \times 100 : 45 = 4,2 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

6) Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren

Die Populationsdichte beträgt in Seacté 65 Ind/m², die Biomasse 128 mg/m².

Doppelt so viele Isonoda, nämlich 127 Ind/m² fand Saito (1976) in einem immergrünen Laubwald in Japan, allerdings liegt die Biomasse unter den in Seacté gefundenen Werten, bei nur 94 mg/m². Madge (1965) fand in einem trocken Tieflandwald in Nigeria während der Regenzeit sogar 415 Ind/m².

3.2.12 GRYLLOIDEA

1) Systematische Einteilung

Eine systematische Aufteilung wurde nicht vorgenommen.

2) Populationsdichte und Biomasse

Alle Grillen wurden mit Handauslese gefangen.

Größe der Tiere: ab 1 mm.

Die Populationsdichte beträgt $0,9 \text{ Ind/m}^2$ ($s_{\bar{x}} = 0,1$),
die Biomasse 104 mg/m^2 .

Die Populationsdichte der Grillen zeigt keine signifikanten Unterschiede im Jahresverlauf, weshalb auf eine Darstellung der Monatsmittelwerte verzichtet wurde.

3) Korrelationen mit den Umweltfaktoren

Es zeigten sich keinerlei signifikante Korrelationen mit den Umweltfaktoren.

4) Nahrung

Grillen wurden im Labor 10 Wochen mit Fallaub als Nahrung gehalten, regelmäßige Kotproduktion zeigte, daß sie sich davon ernährten.

5) Berechnung der Nahrungsmenge über den Sauerstoffverbrauch

a) Berechnung des veratmeten Sauerstoffes

Dunger (1968) gibt einen Sauerstoffverbrauch von $340 \text{ mm}^3/\text{g/h}$ an.

Bei einer Biomasse von 104 mg/m^2 beträgt der Sauerstoffverbrauch dann:

$$104 \times 10^{-3} \times 340 \times 10^{-3} \times 24 \times 365 = 309,8 \text{ cm}^3/\text{m}^2 \text{ und Jahr.}$$

Das entspricht einer Kalorienmenge von:

$$309,8 \times 10^{-3} \times 4,8 = 1,49 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

b) Berechnung der Nahrungsmenge mit Hilfe der Assimilationsrate

Es wurde die von Dunger (1968) angegebene Assimilationsrate von 10 % verwendet, d. h. die verbrauchte Nahrungsmenge ist zehnmal so hoch wie die Menge an veratmeten Sauerstoff. Das ergibt:

$$1,49 \times 10 = 14,9 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

6) Diskussion und Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren

Auf die Bedeutung der Grillen für die Streuzersetzung in tropischen Wäldern wurde bisher nicht in ausreichendem Maße hingewiesen; nur von Beck (1971) und Allée (1926) werden sie bei Makrofauna mit aufgezählt. Das mag zum einen daran liegen, daß nicht einmal die kleinen Jugendstadien der Grillen mit der Tullgrenauslese gut erfaßt werden, zum anderen daran, daß die Populationsdichte der größeren Tiere sehr gering ist und sie deshalb bei der Handauslese kleiner Bodenproben unterrepräsentiert sind. Bei den insgesamt 114 m^2 Streu- und Bodenproben, die innerhalb eines Jahres in Seacté ausgelesen wurden, zeigte sich aber, daß die Grillen nahezu die Biomasse der Asseln erreichen.

3.2.13 CHILOPODA

1) Systematische Einteilung

Eine systematische Aufteilung wurde nicht vorgenommen.

2) Populationsdichte und Biomasse

a) Chilopoda der Tullgrenauserle

Länge der Tiere: 1 - 10 mm

Die Populationsdichte der Chilopoda der Tullgrenauserle in den verschiedenen Bodenschichten ist in Tabelle 31 angegeben.

Die Chilopoda zeigen eine ähnliche Verteilung in den Bodenschichten wie auch die räuberischen Japygiden: in den beiden Laubschichten wurden nur 5 % der Gesamtpopulation gefunden, das Gros der Population, 75 %, halten sich in der Humusschicht auf, in der Lehmschicht leben 20 % der Gesamtpopulation.

Nur in der Humusschicht, in der die meisten Chilopoden leben, treten signifikante jahreszeitliche Schwankungen der Populationsdichte auf. Von Februar bis Juli beträgt die mittlere Dichte dort 354 Ind/m^2 , den Rest des Jahres dagegen nur 176 Ind/m^2 . Der gleiche Trend macht sich auch bei der Gesamtpopulation bemerkbar (siehe dazu Absatz 3, Korrelationen).

Berechnet man die Dichte der Chilopoda, wie in Abschnitt 2.5.1.1 besprochen, pro Gramm organische Bodenschicht, so erhält man auch nach dieser Berechnung die geringste Dichte für die Ganzlaubschicht: $0,01 \text{ Ind/g Streu.}$ Die Dichte in der

Tabelle 31 Populationsdichte der Chilonoda der Tullgren-
auslese von Januar bis Dezember 1975, angege-
ben in Individuen/m²

Die Populationsdichte in den umrandeten Monaten
ist signifikant ($p = 0,1$) höher als in den ande-
ren Monaten.

Monat	Ganzlaub- schicht	Halblaub- schicht	Humus- schicht	Lehm- schicht	Insgesamt
J	4	12	120	40	176
F	10	10	400	0	420
M	0	0	450	75	525
A	0	10	225	275	510
M	0	30	400	50	480
J	0	15	350	150	515
J	0	25	300	75	400
A	0	13	125	25	163
S	5	20	225	75	325
O	0	15	125	50	190
N	0	10	175	0	185
D	0	15	286	25	326
Mittel- wert	2	14	265	70	351
s_x^-	0,9	2,2	33,8	22,0	41,5

s_x^- : Standardabweichung des Mittelwertes

Halblaub- und Humusschicht beträgt je 0,03 Ind/g Substrat.

Die Biomasse der Chilopoda der Tullgrenauslese beträgt 315 mg/m^2 , die Populationsdichte, wie aus Tabelle 31 ersichtlich, im Jahresmittel 351 Ind/m^2 .

b) Chilopoda der Handauslese

Länge der Tiere: ab 10 mm.

Die Populationsdichte beträgt im Jahresmittel $1,2 \text{ Ind/m}^2$ ($s_x = 0,2$), die Biomasse 16 mg/m^2 .

Die Chilopoda der Handauslese sind in der ersten Jahreshälfte seltener ($0,7 \text{ Ind/m}^2$) als in der zweiten ($1,6 \text{ Ind/m}^2$) ($p = 0,1$). Siehe dazu Absatz 3, Korrelationen.

c) Alle Chilopoda

Die Populationsdichte aller Chilopoda beträgt im Jahresmittel 352 Ind/m^2 , die Biomasse 331 mg/m^2 .

3) Korrelationen mit den Umweltfaktoren

A) Unterschiede in der jährlichen mittleren Populationsdichte der Tages- und Nachtstunden der Chilopoda der Handauslese

Unterschiede zwischen den Fängen der Tages- und Nachtstunden bestehen nicht, d. h. die Chilopoden verlassen die Bodenschichten nicht.

B) Korrelationen der Monatsdurchschnittswerte mit den Umweltfaktoren

a) Chilopoda der Tullgrenauslese

Die beiden Laubschichten, in denen nur 5 % der Chilopoden leben, zeigten keine signifikanten Korrelationen mit den Umweltfaktoren und werden deshalb in der Tabelle nicht aufgeführt.

Tabelle 32 Mittlere Populationsdichte der Chilopoda der Tullgrenauslese, korreliert mit der Lufttemperatur und der relativen Luftfeuchtigkeit

	Humus- schicht	Lehm- schicht	Gesamt- population
Lufttemperatur (°C)	0,24	<u>0,58</u>	0,38
Niederschlags- menge (mm)	<u>- 0,59</u>	- 0,33	<u>- 0,59</u>

Die unterstrichenen Werte sind signifikant ($p = 0,05$).

Mit der Laubschichtdicke zeigten sich keine signifikanten Korrelationen.

Die Korrelationen mit der Luftfeuchtigkeit sind nicht angegeben; sie sind nahezu identisch mit denen der Niederschlagsmenge (siehe dazu 3.1.5, Korrelationen der Umweltfaktoren untereinander).

Die Korrelation der Chilopoda der Lehmschicht mit der Luftfeuchtigkeit (0,58) zeigt sich nicht in einer signifikanten Dichtezunahme in dieser Schicht (Tabelle 31).

Die Korrelation der Chilopoda der Humusschicht mit den Niederschlagswerten (- 0,59) dagegen, zeigt sich in einer signifikant höheren Dichte der Chilopoda dieser Schicht in der Trockenzeit (Februar bis Mai) und den beiden nachfolgenden Monaten (siehe Tabelle 31).

b) Chilopoda der Handauslese

Wie die meisten größeren Bodentiere so zeigen auch die größeren Chilopoden eine signifikant negative Korrelation mit der Laubschichtdicke, sie beträgt: - 0,65, d. h. Zeiten mit starkem Laubfall werden gemieden.

Mit anderen Umweltfaktoren zeigten sich keine signifikanten Korrelationen.

4) Nahrung

Eigene Untersuchungen wurden nicht durchgeführt. Chilopoda gehören zu den zoophagen Bodentieren.

5) Berechnung der Nahrungsmenge über den Sauerstoffverbrauch

a) Berechnung des veratmeten Sauerstoffes

Dunger (1968) gibt für Chilopoda einen Sauerstoffverbrauch von $580 \text{ mm}^3/\text{g/h}$ an.

Bei einer Gesamtbiomasse von 331 mg/m^2 ergibt das einen Sauerstoffverbrauch von:

$$331 \times 10^{-3} \times 580 \times 10^{-3} \times 24 \times 365 = 1\,681,7 \text{ cm}^3/\text{m}^2 \text{ und Jahr.}$$

Das entspricht einer Kalorienmenge von:

$$1\,681,7 \times 10^{-3} \times 4,8 = 8,1 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

b) Berechnung der Nahrungsmenge mit Hilfe der Assimilationsrate

Es wurde die von Dunger (1968) angegebene Assimilationsrate von 10 % verwendet, d. h. die verbrauchte Nahrungsmenge ist zehnmal so hoch wie die Menge an verbrauchtem Sauerstoff:

$$8,1 \times 10 = 81 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

6) Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren

In Bodenproben aus einem Regenwald in Panama fand Williams (1941), daß 0,2 % der Tullgrentiere Chilopoda waren; in Seacté liegt der Anteil bei 1 %.

Madge (1965) fand in einem Trockenwald in Nigeria 30 Ind/m²; im wesentlich feuchteren Wald von Seacté sind es 352 Ind/m².

3.2.14 ARACHNIDA - ohne Acari

1) Systematische Einteilung

Bei den Arachnida der Tullgrenaulesse handelt es sich hauptsächlich um Pseudoscorpiones, die 71 % der gesamten Tullgrenarachniden ausmachen; der Rest sind kleine Araneen.

Bei den Arachnida der Handaulesse handelt es sich um Opiliones, Araneae und Ricinuli. Diese drei Gruppen wurden bei der Korrelationsanalyse getrennt behandelt, um das Verhalten der sonst sehr selten quantitativ erfaßten Ricinuli genauer zu betrachten.

Für die Energieberechnung wurden alle Gruppen zusammengefaßt.

2) Populationsdichte und Biomasse

a) Arachnida der Tullgrenaulesse

Länge der Tiere: bis 3 mm; keine Ricinuli.

Die Populationsdichtewerte der Arachnida der Tullgrenaulesse sind in Tabelle 33 angegeben.

Wie die räuberischen Japygiden und Chilopoden, so wurden auch die meisten der Arachniden in der Humusschicht gefunden: 68 %. In der Schicht darüber und darunter halten sich je 14 % auf, in der Ganzlaubschicht nur 4 % der Gesamtpopulation.

Signifikante jahreszeitliche Schwankungen zeigten sich nur in der Halblaubschicht; dort nimmt die Häufigkeit der Arachniden in der zweiten Jahreshälfte zu. Siehe Tabelle 33 und Absatz 3, Korrelationen.

Tabelle 33 Populationsdichte der Arachnida (ohne Arari)
der Tullgrenauslese, von Januar bis Dezember
1975, angegeben in Individuen/m²

Monat	Ganzlaub- schicht	Halblaub- schicht	Humus- schicht	Lehm- schicht	Insgesamt
J	8	60	200	40	308
F	20	70	850	50	990
M	5	65	200	125	395
A	20	185	825	300	1 330
M	30	40	350	150	570
J	40	50	275	50	415
J	35	135	975	350	1 495
A	85	147	375	75	682
S	65	210	175	25	475
O	40	260	1 250	100	1 650
N	25	170	600	150	945
D	10	55	1 043	150	1 258
Mittel- wert	32	121	593	130	876
$s_{\bar{x}}$	6,8	21,3	109,8	29,4	135,1

$s_{\bar{x}}$: Standardabweichung des Mittelwertes

Berechnet man die Dichte, wie in Abschnitt 2.5.1.1 besprochen, pro Gramm organischer Bodenschicht, so steht die Halblaubschicht mit einer Dichte von 0,25 Ind/g Streu an erster Stelle, gefolgt von der Ganzlaubschicht mit 0,11 Ind/g Streu und der Humusschicht mit 0,07 Ind/g Humus.

Die Biomasse der Arachniden der Tullgrenauslese beträgt $48,8 \text{ mg/m}^2$, die Populationsdichte im Jahresmittel 876 Ind/m^2 (Tabelle 33).

b) Arachnida der Handauslese

Länge der Tiere ab 3 mm und Ricinuli von 2 - 4 mm.

Deutliche Schwankungen der Populationsdichte zeigten sich bei keiner der drei Spinnentiergruppen, weshalb in der Tabelle nur die Jahresmittelwerte angegeben werden.

Tabelle 34 Populationsdichte und Biomasse der drei Gruppen der Arachnida der Handauslese, angegeben in Individuen/m²
(Mittelwerte aus 12 Monatswerten von März 1975 bis März 1976, zu je 16 Proben)

	Opiliones	Ricinuli	Araneae	Insgesamt
Dichte (Ind/m^2)	0,4	0,4	2,4	3,2
$s_{\bar{x}}$	0,09	0,08	0,31	0,40
Biomasse (mg/m^2)	6,0	1,6	237,7	245,3

$s_{\bar{x}}$: Standardabweichung des Mittelwertes

Am stärksten vertreten ist die Gruppe der Araneae. Wie bei den Schaben und Grillen ist auch bei ihnen die Biomasse im Verhältnis zur Dichte hoch, d. h. es handelt sich um relativ große Tiere. Opiliones und Ricinuli haben sehr geringe Dichte und Biomasse.

Die gesamte Populationsdichte aller Spinnen der Handauslese beträgt $3,2 \text{ Ind/m}^2$, die Biomasse $245,3 \text{ mg/m}^2$.

c) alle Arachnida

Die Populationsdichte aller Arachnida beträgt im Jahresmittel 879 Ind/m^2 , die Biomasse $294,1 \text{ mg}$.

3) Korrelationen mit den Umweltfaktoren

A) Unterschiede in der jährlichen mittleren Populationsdichte der Tages- und Nachtstunden der Arachnida der Handauslese.

Opiliones und Araneae zeigen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Fängen der Tages- und denen der Nachtstunden.

Tabelle 35 Unterschiede in der jährlichen mittleren Populationsdichte der Ricinuli zu den verschiedenen Tageszeiten

Uhrzeit	4.00	8.00	12.00	16.00	20.00	0.00
Ind/m^2	<u>0,4</u>	0,1	0,3	0,2	<u>0,6</u>	<u>0,7</u>

Interessanterweise machen diese winzigen und langsam beweglichen Tiere eine tägliche Vertikalwanderung in den Bodenschichten, denn ihre Dichte ist in den Nachtstunden signifikant höher

als während den Tagesstunden ($p = 0,01$). Von den 40 gefundenen Tieren wurden 31 aus den Nachtproben ausgelesen. Da bei den Proben der Handauslese nur die drei locker aufliegenden Bodenschichten Ganzlaub-, Halblaub- und Humusschicht voll erfaßt werden (siehe 2.5.2), kann man annehmen, daß sich die Ricinuli während der Tagesstunden in der Lehmschicht aufhalten und diese nur in den Nachtstunden verlassen.

Da bisher keine nachts genommenen Proben tropischer Waldböden quantitativ untersucht wurden und Ricinuli in den Tullgrenproben nicht wandern, fehlen vergleichbare Untersuchungen.

B) Korrelationen der Monatsdurchschnittswerte der Arachniden mit den Umweltfaktoren

a) Arachnida der Tullgrenaulese

Tabelle 36 Monatliche Populationsdichtewerte der Arachnida der Tullgrenaulese, korreliert mit den Umweltfaktoren

	Ganzlaub- schicht	Halblaub- schicht	Humus- schicht	Lehm- schicht	Insgesamt
Luft- temperatur	<u>0,54</u>	- 0,10	- 0,30	0,08	- 0,13
Nieder- schlags- menge	<u>0,71</u>	0,34	- 0,04	- 0,39	0
Laub- schicht- dicke	- <u>0,62</u>	- <u>0,61</u>	- 0,34	0,09	- 0,43

Die unterstrichenen Werte sind signifikant ($p \leq 0,5$).

Wie bei vielen anderen Tiergruppen, so leben auch von den Pseudoscorpiones und Spinnen nur wenige (4 %) in der obersten Schicht. Im Gegensatz zu anderen Tiergruppen aber (Chilopoda, Carabidae, Juvenilstadien etc.), zeigen die Spinnentiere der Ganzlaubschicht signifikante Korrelationen mit den Umweltfaktoren. Selbst wenn man bedenkt, daß Niederschlagsmenge und Laubschichtdicke signifikant miteinander korreliert sind (siehe 3.1.5), könnte man aus den verbleibenden Korrelationen schließen, daß die Spinnentiere direkt auf Veränderungen der Umweltfaktoren reagieren und sich je nach dem aus der Ganzlaubschicht zurückziehen bzw. in sie einwandern. Die anderen Tiergruppen dagegen, die gerade in dieser Schicht, in der sich jeder Wechsel besonders deutlich auswirkt, keine signifikanten Korrelationen mit den Umweltfaktoren zeigen, haben möglicherweise kleine Spezialistenpopulationen, die trotz der Unwirtlichkeit dieser Schicht dort aushalten, und deshalb keine signifikanten Reaktionen auf Klima- und Laubveränderungen zeigen.

In der Halblaubschicht besteht, wie in der Ganzlaubschicht, eine signifikant negative Korrelation zur Laubschichtdicke, d. h. die beiden Streuschichten sind dichter besiedelt, wenn nur wenig Laub am Boden liegt.

Sonst bestehen weder mit der Population der Humus- oder Lehmschicht, noch mit der Gesamtpopulation signifikante Korrelationen.

b) Arachnida der Handauslese

Von den größeren Spinnentieren der Handauslese zeigen als einzige die Araneen eine signifikant

negative Korrelation mit der Temperatur (- 0,63).

4) Nahrung

Eigene Untersuchungen wurden nicht durchgeführt.
Arachnidae wurden zu den zoophagen Bodentieren gezählt.

5) Berechnung der Nahrungsmenge über den Sauerstoffverbrauch

a) Berechnung des veratmeten Sauerstoffes

Für Arachnida gibt Dunger (1968) einen Sauerstoffverbrauch von $260 \text{ mm}^3/\text{g/h}$ an.

Bei einer Gesamtbiomasse von $294,1 \text{ mg/m}^2$ ergibt das einen Sauerstoffverbrauch von:

$$294,1 \times 10^{-3} \times 260 \times 10^{-3} \times 24 \times 365 = 669,8 \text{ cm}^3/\text{m}^2 \text{ und Jahr.}$$

Das entspricht einer Kalorienmenge von:

$$669,8 \times 10^{-3} \times 4,8 = 3,22 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

b) Berechnung der Nahrungsmenge mit Hilfe der Assimilationsrate

Es wurde die von Dunger (1968) angegebene Assimilationsrate von 10 % verwendet, d. h. die verbrauchte Nahrungsmenge ist zehnmal so hoch wie die Menge an veratmeten Sauerstoff:

$$3,22 \text{ kcal} \times 10 = 32,2 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

=====

6) Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren

In einem Regenwald in Panama (Williams, 1941) machten die Pseudoscorpiones 0,6 - 1,3 % der gesamten Tullgrenfauna aus, in Seacté sind es 1,9 %. Allerdings stammen die Werte aus Panama nur aus der dortigen Trockenzeit (Januar - April).

Madge (1965) fand in einem trockenen Tieflandwald in Nigeria während der Regenzeit 600 Spinnentiere/ m^2 mit der Tullgrenauslese; davon waren 72 % Pseudoskorpione. In Seacté sind es 876 Ind/ m^2 , wovon 71 % Pseudoskorpione sind.

3.2.15 RESTGRUPPEN

Außer den aufgeführten Tiergruppen gab es sowohl bei der Tullgren- als auch bei der Handauslese einige Gruppen, die in so geringer Anzahl oder so unregelmäßig gefangen wurden, daß sie nicht gesondert behandelt werden. Sie werden für die Energieabschätzung als Restgruppen zusammengefaßt.

Es handelt sich um folgende Gruppen:

a) aus der Tullgrenauslese:

Pflanzenläuse, Wanzen, Zikaden, Heuschrecken

b) aus der Handauslese:

Wanzen, Heuschrecken, Stabheuschrecken

1) Systematische Einteilung

Eine systematische Aufteilung wurde nicht vorgenommen.

2) Populationsdichte und Nahrungsmenge

Die Populationsdichte beträgt insgesamt für die Tiere der Tullgren- und der Handauslese 348 Ind/m^2 , die Biomasse 119 mg/m^2 .

3) Korrelationen mit den Umweltfaktoren

Da es sich um verschiedene Tiergruppen handelt, wurden keine Korrelationsanalysen durchgeführt.

4) Nahrung

Eigene Untersuchungen wurden nicht durchgeführt. Die Tiere wurden zu den Humiphagen gerechnet.

5) Berechnung der Nahrungsmenge über den Sauerstoffverbrauch

a) Berechnung des veratmeten Sauerstoffes

Für Insekten allgemein gibt Dunger (1968) einen Sauerstoffverbrauch von $340 \text{ mm}^3/\text{g/h}$ an.

Bei einer Biomasse von 119 mg/m^2 ergibt das einen Sauerstoffverbrauch von:

$$119 \times 10^{-3} \times 340 \times 10^{-3} \times 24 \times 365 = 354,4 \text{ cm}^3/\text{m}^2 \text{ und Jahr.}$$

Das entspricht einer Kalorienmenge von:

$$354,4 \times 10^{-3} \times 4,8 = 1,7 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

b) Berechnung der Nahrungsmenge mit Hilfe der Assimilationsrate

Es wurde die von Dunger (1968) angegebene Assimilationsrate von 10 % verwendet, d. h., die verbrauchte Nahrungsmenge ist zehnmal so hoch wie die Menge an veratmeten Sauerstoff:

$$1,7 \times 10 = 17 \text{ kcal/m}^2 \text{ und Jahr.}$$

3.2.16 ISOPTERA

Termiten, die in tropischen Regenwäldern sehr häufig sein können und dann auch eine große Bedeutung für die Zerkleinerung pflanzlichen Materials, wenn auch mehr für den Holzabfall, haben können (Lee and Wood, 1971), spielen im Primärwald von Seacté keine wichtige Rolle.

Zwar konnten Termiten im Sekundärwaldbereich um Seacté häufig beobachtet werden, im Primärwald selbst aber wurden nur selten Termiten in zerfallenem Holz gefunden.

In den gesamten Tullgrenproben war keine einzige Termiten und in den 114 m² Bodenproben, die durch Handauslese bearbeitet worden sind, fanden sich insgesamt 6 Termiten, was einer Dichte von 0,05 Termiten/m² entspräche. Ebenfalls sehr wenig Termiten fand Williams (1941) in einem Regenwald in Panama, obwohl er intensiv danach suchte (0,15 % der Gesamtfauna). Allee (1926) dagegen fand in Barro Colorado Island eine große Anzahl Termiten, aber hauptsächlich in zerfallenem Holz und kaum am Boden.

Bis heute wurden noch keine verlässlichen Abschätzungen über Termitenpopulationen gemacht (Lee and Wood, 1971 und Edwards, 1974) und auch die in Seacté abgesammelten Bodenflächen stellen für sozial lebende Tiere mit so ungleichmäßiger Verteilung keine ausreichende Untersuchungsmethode dar. Trotzdem läßt sich aber anhand der seltenen Funde sagen, daß Termiten in Seacté weniger häufig sind als in Tieflandregewäldern. Selbst wenn sie bei der Holzzersetzung eine gewisse Rolle spielen sollten, für die Blattzersetzung haben sie sicher nur eine untergeordnete Bedeutung.

3.2.17 FORMICOIDEA

Ähnlich schwierig wie für Termiten, ist es, die tatsächliche Populationsdichte der Ameisen und ihre Bedeutung für die Streuzersetzung abzuschätzen.

Für Blattschneiderameisen gilt das gleiche wie für Termiten; sie waren im Sekundärwald und im Bereich der Obstplantagen sehr häufig, im Primärwaldgebiet dagegen nicht. Zudem sammeln Blattschneiderameisen frische Blätter, kommen also als Streuzersetzer nicht in Betracht.

In allen Tullgrenproben (insgesamt $5,4 \text{ m}^2$) wurden insgesamt 391 Ameisen gefunden und in den 114 m^2 der Handauslese 46 größere Exemplare, das entspricht zusammen einer Dichte von 28 Ind/m^2 ; ein äußerst niedriger Wert.

Madge (1965), der Bodentiere aus Laubtüten ebenfalls mit Tullgrentrichtern auslas, fand 870 Ind/m^2 in Nigeria und Beck (1963) ebenfalls mit Tullgren 50 Ameisen pro 500 cm^3 Proben organischer Schichten und die Hälfte in Proben des mineralischen Unterbodens.

Eine Aussage über die tatsächliche Häufigkeit von Ameisen läßt sich anhand dieser Methoden nicht machen; trotzdem ist es erstaunlich, daß die in Seacté gefundene Anzahl so gering ist.

Die am häufigsten gefundenen Formen waren Myrmicinae, gefolgt von Ponerinae. Formicinae, Dolichoderinae und andere Unterfamilien waren seltener.

Für den Streuumsatz spielen sie keine Rolle, da der überwiegende Teil der Ameisen carnivor ist.

3.2.18 NEMATODA

Die quantitative Bestimmung von Nematoden war mit den angewandten Methoden nicht möglich. Auch spielen sie bei der Energiebetrachtung laubzerkleinernder Bodentiere keine unmittelbar wichtige Rolle.

Wie Twinn (1974) zeigt, folgen in der Streu lebende Nematoden der Besiedlung des Falllaubes durch Pilze und Bakterien. Wenn nach dem Laubfall die Blätter durch Pilze besiedelt werden, dann steigt die Anzahl fungivorer Nematoden in der Streu, eine Zunahme der Bakterien hat eine Invasion bacterivorer Formen zur Folge; d. h. Nematoden sind keine Streuzersetzer, sondern ernähren sich von lebender Substanz in der Streu (Brauns, 1968).

Die Bedeutung der Nematoden liegt wohl mehr in der Verbreitung von Mikroorganismen, sicher zum Teil auch in der mechanischen Zerkleinerung des Blattgewebes, in dem sie sich vermehren (Twinn, 1974); außerdem reichern sie durch ihre hohe Dichte den Boden mit Stickstoffverbindungen an, die bei ihrem Tod schnell frei werden (Palissa, 1964; zitiert aus Brauns, 1968).

3.3 DIE FAUNA DES WALDBODENS =====

Eine Zusammenstellung aller bearbeiteten Tiergruppen und ihres Biomasseanteils findet sich in Tabelle 5, Seite 36.

In den folgenden Abschnitten werden die Tiergruppen der Abschnitte 3.2.1 bis einschließlich 3.2.15 zu Gruppen zusammengefaßt und besprochen. Es werden zwei Einteilungen vorgenommen:

- a) Die erste Einteilung entspricht der Tiergröße und der damit verbundenen Fangmethode; es wird in **M a k r o -** und **M e s o f a u n a** unterschieden.

Zur **M a k r o f a u n a** (siehe Abschnitt 3.3.1) zählen alle größeren Bodentiere, das sind die Lumbriciden, die großen Schnecken, die großen Diploboden und alle Tiere der Handauslese.

Diese großen und relativ aktiven Tiere konnten bei der Probennahme keiner bestimmten Bodenschicht zugeordnet werden. Sie bewegen sich in der gesamten organischen Bodenaufgabe und zum Teil auch in der Lehmschicht (Lumbriciden). Siehe dazu auch 2.5.2, 2.5.3 und 2.5.5.

Zur **M e s o f a u n a** (siehe Abschnitt 3.3.2) zählen alle kleinen Bodentiere, das sind die Enchytraeiden, die kleinen Schnecken und alle Tiere der Tullgrenauslese.

Bei diesen kleinen Tieren kann man annehmen, daß sie zu langsam sind, um "ihre" Bodenschicht während der Probennahme zu verlassen. Deshalb kann die Populationsdichte und die Biomasse der Mesofauna sowohl für jede der vier Bodenschichten als auch für die Gesamt-

heit aller Bodenschichten besprochen werden. Siehe dazu auch 2.5.1 und 2.5.4.

- b) Die zweite Einteilung beruht auf der unterschiedlichen Ernährung der Tiere und dient dazu, den Nahrungsverbrauch der Bodenfauna und ihren Anteil an der Streuzersetzung abschätzen zu können (siehe Abschnitt 3.3.3).

Wie bei der Besprechung der einzelnen Tiergruppen, werden auch die Tiere der Makro- und Mesofauna in Humiphage und Zoophage geteilt. Bei den Humiphagen wird außerdem unterschieden zwischen:

Erstzersetzer und Folgezersetzer.

Erstzersetzer sind Bodentiere, die sich von der Streuauflage des Bodens ernähren, das pflanzliche Material dabei zerkleinern und es so für eine Umsetzung zu Humus vorbereiten.

Zu den Folgezsetzern zählen Tiere, die sich vom Kot der Erstzersetzer oder von sonstwie bereits zerkleinertem pflanzlichen Material ernähren. Da diese Tiere keine frische Streu zerkleinern, tragen sie auch nicht zur Vermehrung desjenigen Streuteiles bei, der dann für die Umwandlung in Humus in Betracht kommt. Sie haben deshalb an der unmittelbaren Streuzersetzung keinen Anteil (Dunger, 1968).

Eine Aufteilung der humiphagen Bodentiere in Erst- und Folgezersetzer ist insofern nicht ganz einfach, als:

- verschiedene Arten einer Tiergruppe sich unterschiedlich ernähren können. So gibt es z. B. unter den Oribatiden Arten, die zu den Erstzsetzern und solche, die zu den Folgezsetzern gehören;

- eine Tierart oder Tiergruppe sowohl als Erst- als auch als Folgeersetzer auftreten kann, wie z. B. einige Collembolenarten (siehe 3.2.7, Absatz 4, Nahrung);
- sich die Ernährungsweise einer Art je nach dem Futterangebot ändern kann, wie das bei Enchytraeiden der Fall sein kann (siehe 3.2.2, Absatz 3, Nahrung);
- größere und kleinere Tiere einer Tierart oder Tiergruppe sich unterschiedlich ernähren können. Dabei fressen die Größeren eher Streu als die Kleinen.

Da es vom Arbeitsaufwand her unmöglich ist, mit jeder Tierart Fütterungsversuche durchzuführen, behilft man sich im allgemeinen damit, die größeren humiphagen Bodentiere, also die Makrohumiphagen, zu den Erstzersettern und die kleineren Humiphagen der Mesofauna zu den Folgezersettern zu rechnen (Macfadyen, 1963; Dunger, 1968; Harding and Stuttart, 1974). Da wegen der oben angeführten Schwierigkeiten eine andere Einteilung nicht möglich ist, soll sie auch hier angewandt werden.

Es muß jedoch immer bedacht werden, daß es sich dabei nur um einen Behelf handelt. Eine genaue Unterscheidung zwischen Erst- und Folgezsetzern ist nicht möglich.

Aufgrund der beiden Einteilungen ergibt sich folgendes Schema:

Makrofauna	(3.3.1)	Humiphage (= Erstzersetzer) Zoophage
Mesofauna	(3.3.2)	Humiphage (= Folgezersetzer) Zoophage

Hier wird auch bei der Besprechung jeder Bodenschicht in Humiphage und Zoophage unterteilt.

Nahrungsverbrauch der Bodenfauna	(3.3.3)	Erstzersetzer (= Humiphage der Makrofauna) Folgezersetzer (= Humiphage der Mesofauna) Zoophage (= Zoophage der Makro- und Mesofauna)
----------------------------------	---------	--

3.3.1 DIE MAKROFAUNA

Zur Makrofauna werden gerechnet:

Lumbriciden, alle Tiere der Handauslese, die großen Schnecken und die großen Diplopoden.

In Tabelle 37 sind die einzelnen Tiergruppen der Makrofauna, ihre Biomasse, Dichte und jährliche Nahrungsmenge zusammengestellt.

1) Populationsdichte und Biomasse

Wie schon in Abschnitt 2.5.2 besprochen, konnte bei den Tieren der Makrofauna bei der Probennahme nicht nach verschiedenen Bodenschichten unterschieden werden. Alle Werte beziehen sich demnach auf den Quadratmeter der gesamten organischen Bodenauflage.

a) Humiphage der Makrofauna (= Erstzersetzer)

Wie im vorhergehenden Abschnitt (3.3) dargelegt, wurden alle humiphagen Tiere der Makrofauna zu den Erstzersetzern gerechnet.

Die Humiphagen machen den weitaus größten Anteil an der Makrofauna aus (Tabelle 37). Sie stellen 95 % der Individuen (109 Ind/m^2) und 97 % des Biomasseanteils ($8\,576 \text{ mg/m}^2$).

Mit Abstand die größte Gruppe ist die der Lumbriciden, die 84,4 % (92 Ind/m^2) der Humiphagen der Makrofauna stellen; ihr Biomasseanteil beträgt 69,5 % ($5\,958 \text{ mg/m}^2$).

Die zweitgrößte Gruppe ist die der Diplopoden, die zahlenmäßig zwar nur 3,7 % (4 Ind/m^2) der Humiphagen ausmachen, ihr Biomasseanteil aber beträgt 17,9 % ($1\,534 \text{ mg/m}^2$).

Tabelle 37 Die Makrofauna des Waldbodens in Seacté:
Biomasse, Populationsdichte und jährlicher
Nahrungsverbrauch

Tiergruppe	Biomasse (mg/m ²)	Dichte (Ind/m ²)	Nahrungsverbrauch ($\frac{\text{kcal}}{\text{m}^{-2} \times \text{Jahr}^{-1}}$)
HUMIPHAGE			
(=Erstzersetzer)			
Lumbricidae	5958	92,0	313,2
Diplopoda	1534	4,0	121,9
Gastropoda	316	0,5	7,3
Blattodea	314	4,3	5,4
Insektenlarven	210	2,6	29,9
Grylloidea	104	0,9	14,9
Coleoptera	54	1,0	7,6
Isopoda	26	1,5	0,9
Restgruppen	60	2,0	8,6
Summe Humiphage = Erstzersetzer	8576	108,8	509,7
ZOOYPAGE			
Arachnida	245	3,2	26,9
Insektenlarven	39	0,5	5,6
Chilopoda	16	1,2	4,2
Coleoptera	10	0,7	1,6
Summe Zoophage	310	5,6	38,3
Summe Humiphage und Zoophage	8886	114,4	548,0

Diese beiden Gruppen stellen zusammen 87,4 % der Biomasse der Humiphagen; alle anderen Gruppen haben nur geringen Anteil.

b) Zoophage der Makrofauna

(Siehe Tabelle 37)

Der Anteil der Zoophagen an der Makrofauna ist gering. Ihre Populationsdichte beträgt 5,2 % (6 Ind/m^2) der Makrofauna, ihr Biomasseanteil sogar nur 3,5 % (310 mg/m^2).

Die größte Gruppe unter den Zoophagen sind die Spinnen; mit $3,2 \text{ Ind/m}^2$ stellen sie 57 % aller Zoophagen der Makrofauna. Ihr Biomasseanteil beträgt sogar 79 % (245 mg/m^2) der Biomasse der Zoophagen der Makrofauna.

c) Alle Tiere der Makrofauna

Die Populationsdichte der Makrofauna beträgt 115 Ind/m^2 , ihre Biomasse $8\,886 \text{ mg/m}^2$.

Signifikante jahreszeitliche Unterschiede in der Populationsdichte zeigten sich nicht.

Der zahlenmäßige Anteil der Makrofauna an der gesamten Bodenfauna ist unbedeutend; die 115 Ind/m^2 machen nur 0,3 % der Individuen der gesamten Bodenfauna aus.

Wesentlich höher liegt aber der Biomasseanteil der Makrofauna, da die Tiere relativ groß sind; die $8\,886 \text{ mg/m}^2$ machen 69,2 % der Biomasse der gesamten Bodenfauna aus.

2) Jahres- und tageszeitliche Veränderungen der Populationsdichte der Tiere der Handauslese und ihre Korrelationen mit den Umweltfaktoren

Hierbei konnten nur die Tiere der Handauslese, die jeden Monat und dann zu sechs verschiedenen Tages-

zeiten gesammelt wurden, berücksichtigt werden, nicht aber die Lumbriciden, die großen Schnecken und Diplopoden und die Restgruppen.

a) Unterschiede in der jährlichen mittleren Populationsdichte zwischen den Tages- und Nachtstunden

Es zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Fängen der Tages- und denen der Nachtstunden.

Wahrscheinlich liegt das daran, daß einige der Tiergruppen der Handauslese nachts häufiger sind (z. B. Ricinuli und Schaben), andere tagsüber (z. B. Diplopoda, humiphage Coleoptera) und dadurch für die Gesamtheit der Makrofauna eine zu allen Tagesstunden gleichmäßige Populationsdichte entsteht.

b) Korrelationen der Monatsdurchschnittswerte mit den Umweltfaktoren

Es zeigten sich keine signifikante Korrelationen mit den Umweltfaktoren.

3) Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren

Williams (1941), der bei einer Untersuchung eines Waldes in Panama zweimal Handsammlungen bei Nacht durchführte, fand nachts nur ein Drittel der Tiere als bei den Fängen am Tage, während in Seacté zwar einzelne Tiergruppen unterschiedliche Aktivität zwischen den Tages- und Nachtstunden zeigen, die Gesamtzahl der nachts gesammelten Tiere aber nicht geringer ist als die der Tagesfänge. Ob die geringere Anzahl der Tiere bei den Nachtfängen

Williams einen Zufallswert bei dem nur zweimaligen Sammeln bei Nacht darstellt oder ob tatsächlich Unterschiede zwischen dem Verhalten der Tiere in den verschiedenen Wäldern bestehen, bleibt offen.

Irmeler (1976) führte in den Jahren 1971 und 1972 Handsammlungen der Makrofauna in Überschwemmungswäldern des Zentralamazonas durch. Zwar ist die Faunazusammensetzung dieser periodisch überschwemmten Wälder sehr verschieden von der des Waldbodens in Seacté (so dominieren bei Irmeler z. B. die Schaben mit einem Biomasseanteil von 21 - 29 %, während Diplopoden nur einen Anteil von 1 - 7 % erreichen), trotzdem sollen die Gesamtwerte hier erwähnt werden, da quantitative Resultate ähnlicher Wälder nicht vorliegen:

Die höchsten Biomassewerte fand Irmeler an den Probenstellen, die am weitesten vom Fluß weg und am nächsten am nicht überschwemmten terra-firme-nahen Hochwald lagen. Die Biomasse der terrestrischen Makrofauna macht dort $1\,752\text{ mg/m}^2$ aus, ein sehr niedriger Wert, verglichen mit Seacté, wo die Biomasse der Makrofauna im Jahresdurchschnitt $8\,886\text{ mg/m}^2$ beträgt.

Siehe auch Abschnitt 4.2, Absatz 2, Vergleich mit einem Tieflandregenwald des Amazonasgebietes.

3.3.2 DIE MESOFAUNA

Zur Mesofauna werden gerechnet:

die Enchytraeiden, die kleinen Schnecken und die Tullgrenfauna.

In den Tabellen 38 - 42 sind die Tiergruppen der Mesofauna, ihre Biomasse, Dichte und ihr jährlicher Nahrungsverbrauch, nach Bodenschichten geordnet, aufgeführt. In Tabelle 43 sind die Durchschnittswerte der gesamten Tullgrenfauna zusammengestellt und Tabelle 46 zeigt die Häufigkeitsverteilung der einzelnen Tiergruppen in den verschiedenen Bodenschichten; die Angaben sind nach Individuendichte pro Quadratmeter berechnet.

Wie in Abschnitt 2.5.1.1 besprochen, kann die Dichte der Mesofauna für die drei organischen Bodenschichten aber auch pro Gramm Substrat berechnet werden: Tabelle 47 bringt eine Zusammenstellung der Tiergruppen der Mesofauna und ihrer Dichte pro Gramm Substrat für die drei organischen Bodenschichten. Außerdem wird am Schluß jedes der folgenden Abschnitte über die Mesofauna der einzelnen Bodenschichten kurz auf die Besiedlungsdichte der Bodenschicht pro Gramm Substrat eingegangen. Alle weiteren Dichtebe-rechnungen erfolgten aber, wie in Abschnitt 2.5.1.1 dargelegt, pro Quadratmeter, da die Werte mit denen der anderen Tiergruppen vergleichbar sein sollten.

In den folgenden Abschnitten (3.3.2.1 bis 3.3.2.4) werden zuerst die Gruppen der Mesofauna der einzelnen Bodenschichten besprochen, anschließend (3.3.2.5) die gesamte Mesofauna des Waldbodens.

Die Verteilung der Tiere in den Bodenschichten repräsentiert immer den Zustand der Vormittagsstunden, als die Proben genommen wurden (siehe 2.5.1).

Die Korrelationen mit den Umweltfaktoren und die jahreszeitlichen Dichteschwankungen konnten nur für die

Tiere der Tullgrenauslese berechnet werden, da für die Enchytraeiden und die kleinen Schnecken keine monatlichen Untersuchungen vorliegen (siehe 2.5.4).

3.3.2.1 Die Mesofauna der Ganzlaubschicht

Die Ganzlaubschicht ist die oberste der vier Bodenschichten, sie ist Klimaschwankungen am stärksten ausgesetzt und in dieser Schicht liegen die frisch gefallenen, zum großen Teil noch harten und unzersetzten Blätter. Mit einem Trockengewicht von durchschnittlich 300 g/m^2 Streu ist die Ganzlaubschicht zwar die leichteste der drei organischen Bodenschichten, in ihrer Dicke aber steht sie den anderen Bodenschichten nicht nach, im Gegenteil, zu Zeiten starken Laubfalles ist sie die dickste der drei organischen Schichten; je nach Streufall hat sie eine Höhe von 2 - 8 cm (siehe auch 3.1.3).

1) Populationsdichte und Biomasse

Siehe Tabelle 38

a) Humiphage der Ganzlaubschicht

Mit $5\,729 \text{ Ind/m}^2$ und einer Biomasse von $222,7 \text{ mg/m}^2$ stellen die Humiphagen 89 % der Individuen bzw. 93 % der Biomasse der Ganzlaubschicht.

Die dominante Gruppe ist die der Oribatiden mit 87 % aller humiphagen Tiere der Ganzlaubschicht. Berechnet nach der Biomasse sinkt ihr Anteil zwar auf 36 %, ist aber immer noch der höchste Anteil einer einzelnen Tiergruppe. Danach folgen die Gastropoden mit einem Biomasseanteil von 22,5 % und die Enchytraeiden mit 19,4 %.

Tabelle 38 Die Mesofauna der Ganzlaubschicht
Biomasse, Populationsdichte und Nahrungs-
verbrauch

(alle Angaben pro Quadratmeter)

Tiergruppe	Biomasse (mg/m ²)	Dichte (Ind/m ²)	Nahrungs- verbrauch ($\frac{\text{kcal}}{\text{m}^2} \times \text{Jahr}$)
HUMIPHAGE:			
Oribatei	80,7	4 981	4,97
Gastropoda	50,0	59	1,18
Enchytraeidae	43,2	228	12,72
Insektenlarven	14,9	146	2,10
Coleoptera	7,0	23	1,03
Apterygota ohne Coll.	6,4	18	0,20
Collembola	6,3	218	0,53
Diplopoda	5,0	19	0,92
Isopoda	3,2	2	0,11
Restgruppen	6,0	35	0,85
Summe Humiphage	222,7	5 729	24,61
ZOOPHAGE:			
Nicht-Oribatei	10,4	674	0,83
Arachnida	1,8	32	0,19
Chilopoda	1,5	2	0,44
Staphylinidae	1,4	8	0,22
Carabidae	0,6	20	0,09
Insektenlarven	0,6	3	0,09
Japygidae	0	0	0
Summe Zoophage	16,3	739	1,86
Summe Zoophage und Humiphage	239,0	6 468	26,47

Tabelle 39 Die Mesofauna der Halblaubschicht
Biomasse, Populationsdichte und Nahrungsverbrauch

(alle Angaben pro Quadratmeter)

Tiergruppe	Biomasse (mg/m ²)	Dichte (Ind/m ²)	Nahrungs- verbrauch $\frac{\text{kcal}}{\text{m}^2 \times \text{Jahr}}$
HUMIPHAGE:			
Enchytraeidae	109,8	578	32,32
Oribatei	108,8	6 719	6,71
Gastropoda	60,0	72	1,41
Insektenlarven	33,9	333	4,80
Apterygota ohne Coll.	23,7	67	0,75
Collembola	18,2	631	1,53
Coleoptera	16,0	52	2,35
Diplopoda	11,0	42	2,02
Isopoda	8,0	5	0,26
Restgruppen	7,0	41	1,00
-----	-----	-----	-----
Summe Humiphage	396,4	8 541	53,15
ZOOPHAGE:			
Nicht-Oribatei	29,9	1 928	2,37
Chilopoda	13,3	15	3,06
Japygidae	7,7	11	1,88
Arachnida	6,7	121	0,74
Insektenlarven	4,7	22	0,67
Carbidae	4,3	146	0,67
Staphylinidae	2,4	14	0,38
-----	-----	-----	-----
Summe Zoophage	69,0	2257	9,77
Summe Humiphage und Zoophage	465,4	10797	62,92

Tabelle 40 Die Mesofauna der Humusschicht
Biomasse, Populationsdichte und Nahrungsverbrauch
 (alle Angaben pro Quadratmeter)

Tiergruppe	Biomasse (mg/m ²)	Dichte (Ind/m ²)	Nahrungsverbrauch ($\frac{\text{Kcal}}{\text{m}^2 \times \text{Jahr}}$)
HUMIPHAGE			
Enchytraeidae	1241,0	6529	365,25
Gastropoda	231,0	275	5,44
Apterygota	162,5	460	5,17
Oribatei	93,2	5754	5,75
Isopoda	89,0	56	2,92
Collembola	82,5	2868	6,95
Insektenlarven	73,0	717	10,40
Diplopoda	60,0	232	11,04
Coleoptera	16,0	53	2,35
Restgruppen	29,5	173	4,22
Summe Humiphage	2077,7	17118	419,3
ZOOPHAGE			
Chilopoda	237,6	265	57,98
Japygidae	99,4	142	24,23
Nicht-Oribatei	38,4	2477	3,05
Arachnida	33,0	593	3,62
Insektenlarven	15,2	72	2,15
Staphylinidae	13,6	78	2,11
Carabidae	10,3	355	1,60
Summe Zoophage	447,5	3982	94,74
Summe Humiphage und Zoophage	2525,2	21099	514,23

Tabelle 41 Die Mesofauna der Lehmschicht
Biomasse, Populationsdichte und Nahrungsverbrauch
 (alle Angaben pro Quadratmeter)

Tiergruppe	Biomasse (mg/m ²)	Dichte (Ind/m ²)	Nahrungsverbrauch ($\frac{\text{Kcal}}{\text{m}^2 \times \text{Jahr}}$)
HUMIPHAGE			
Enchytraeidae	452,0	2379	133,03
Gastropoda	37,0	44	0,87
Apterygota	30,7	87	0,98
Collembola	14,1	491	1,19
Diplopoda	12,0	47	2,21
Insektenlarven	8,1	79	1,20
Oribatei	6,0	374	0,37
Coleoptera	6,0	20	0,89
Isopoda	1,6	1	0,05
Restgruppen	16,5	97	2,36
Summe Humiphage	584,0	3619	143,15
ZOOPHAGE			
Chilopoda	62,6	70	15,32
Japygidae	45,5	65	11,09
Insektenlarven	9,8	46	1,39
Nicht-Oribatei	9,5	613	0,75
Arachnida	7,3	130	0,79
Staphylinidae	4,0	23	0,62
Carabidae	1,4	48	0,22
Summe Zoophage	140,4	995	30,18
Summe Humiphage und Zoophage	724,1	4614	173,3

Tabelle 42 Die gesamte Mesofauna der vier Bodenschichten
Biomasse, Populationsdichte und Nahrungsverbrauch
 (alle Angaben pro Quadratmeter)

Tiergruppe	Biomasse (mg/m ²)	Dichte (Ind/m ²)	Nahrungsverbrauch ($\frac{\text{Kcal}}{\text{m}^2 \times \text{Jahr}}$)
HUMIPHAGE = (Folgezersetzer)			
Enchytraeidae	1846,0	9714	543,3
Gastropoda	378,0	450	8,9
Oribatei	288,7	17828	17,8
Apterygota	223,3	632	7,1
Insektenlarven	129,9	1275	18,5
Collembola	121,1	4208	10,2
Isopoda	102,0	64	3,3
Diplopoda	88,0	340	16,2
Coleoptera	45,0	151	6,6
Restgruppen	59,0	346	8,4
Summe Humiphage (= alle Folgezer- setzer)	3281,0	35008	640,3
ZOOPHAGE			
Chilopoda	315,0	351	76,8
Japygidae	152,6	218	37,2
Nicht-Oribatei	88,2	5694	7,0
Arachnida	48,8	876	5,3
Insektenlarven	30,3	142	4,3
Staphylinidae	21,4	123	3,3
Carabidae	16,6	569	2,6
Summe Zoophage	672,9	7973	136,6
Summe Humiphage und Zoophage	3954,0	42981	776,9

Tabelle 43 Populationsdichte der Tiere der Tullgrenaus-
lese von Januar bis Dezember 1975, angegeben
in Individuen pro Quadratmeter

In den umrandeten Feldern ist die durchschnitt-
liche Populationsdichte signifikant höher als
in den übrigen Monaten der gleichen Schicht

Monat	Ganzlaub- schicht	Halblaub- schicht	Humus- schicht	Lehm- schicht	Insgesamt
J	5531	6121	13003	1261	25916
F	2884	8533	21421	2284	35122
M	2794	7210	10319	2746	23069
A	6786	9680	12172	4445	33083
M	8215	8798	12316	1908	31237
J	6405	6810	10214	1207	24636
J	7616	10633	12996	2575	33838
A	9085	14075	11987	1741	36888
S	10046	15426	13390	2424	41287
O	5350	13158	24902	2108	45518
N	5222	12951	10475	1534	30182
D	4254	8349	18346	2078	33023
Mittel- wert	6184	10147	14294	2191	32816

b) Zoophage der Ganzlaubschicht

Der Anteil der Zoophagen an der Fauna der Ganzlaubschicht ist mit 11,4 % der Individuen bzw. 7 % der Biomasse relativ gering. Einzig dominante Gruppe ist die der räuberischen Milben, die 91 % der Individuen und 64 % der Biomasse der Zoophagen dieser Schicht stellen.

c) Die gesamte Mesofauna der Ganzlaubschicht

Von allen Bodenschichten ist die Ganzlaubschicht die Schicht, in der am wenigsten Tiere leben. Die Populationsdichte beträgt im Jahresmittel 6468 Ind/m^2 , das sind 15 % der gesamten Mesofauna. Die Biomasse macht 239 mg/m^2 aus, das sind 6 % der Gesamtmesofauna. Am stärksten vertreten sind die Oribatiden, die Gastropoden und die Enchytraeiden, die zusammen 78 % der Biomasse der Fauna der Ganzlaubschicht stellen. Zwar leben in der Ganzlaubschicht nur 15 % der Mesofauna, aber es muß auch bedacht werden, daß die Ganzlaubschicht mit einer Streumenge von durchschnittlich 300 g/m^2 die leichteste der drei organischen Bodenschichten ist. Berechnet man die Dichte der Mesofauna nicht pro Quadratmeter, sondern pro Gramm Bodenschicht, so erhält man für die Ganzlaubschicht eine Dichte von $21,5 \text{ Ind/g}$ Streu. Dieser Wert liegt ebenso hoch wie der für die Halblaubschicht und zehnmal höher als der für die Humusschicht.

Den höchsten Anteil (16,6 Ind/g Streu) daran haben, wie schon in Abschnitt 3.2.6 dargestellt, die Oribatiden, die als einzige Tiergruppe der Mesofauna ihre höchste Individuendichte pro Gramm Substrat in der Ganzlaubschicht erreichen (siehe auch Tabelle 47).

2) Jahreszeitliche Veränderungen der Populationsdichte der Tullgrenfauna der Ganzlaubschicht und Korrelationen mit den Umweltfaktoren

Siehe Tabelle 43

Wie in Abschnitt 3.32 erwähnt, konnten diese Berechnungen nur für die Tullgrenfauna durchgeführt werden.

Die Populationsdichte der Tullgrenfauna der Ganzlaubschicht ist in den wärmeren Monaten April bis September signifikant höher (durchschnittlich 8026 Ind/m²) als in den übrigen Monaten des Jahres (durchschnittlich 4339 Ind/m²). Diese Dichtezunahme wird verursacht durch die Zunahme der Oribatiden der Ganzlaubschicht in dieser Zeit, die ja 87 % der Fauna des Ganzlaubes ausmachen (siehe auch Abschnitt 3.2.6. Acari).

Tabelle 44 Korrelationen der Tullgrenfauna der Ganzlaubschicht mit den Umweltfaktoren

Lufttemperatur	Niederschlags- menge	rel. Luft- feuchtig- keit	Laub- schicht dicke
<u>0,68</u>	0,33	0,10	-0,13

Der unterstrichene Wert ist signifikant (p=0,5).

Wie bei den Oribatiden der Ganzlaubschicht zeigt sich auch bei der gesamten Mesofauna dieser Schicht nur eine signifikante Korrelation mit der Lufttemperatur.

3.3.2.2 Die Mesofauna der Halblaubschicht

Die Halblaubschicht liegt geschützt unter der Ganzlaubschicht. Das Klima ist hier ausgewogener, die Tiere sind Regen und Wind nicht direkt ausgesetzt. Die Streu ist bereits durchweicht, die Blätter sind zerbrochen und in den feuchten Monaten, von Juni bis Januar, von Pilzen durchwachsen. Das Trockengewicht der Halblaubschicht betrug 1975 im Jahresmittel 490 g/m^2 . Die Halblaubschicht ist damit schwerer, hat also mehr Substrat, als die Ganzlaubschicht. Ihre Dicke schwankt nicht so stark wie die der Ganzlaubschicht; sie beträgt zwischen 1 und 3 cm.

1) Populationsdichte und Biomasse

Siehe Tabelle 39

a) Humiphage der Halblaubschicht

Mit 8541 Ind/m^2 und einer Biomasse von $396,4 \text{ mg/m}^2$ stellen die Humiphagen 79 % der Individuen und 85 % der Biomasse der Halblaubschicht. Die häufigsten Humiphagen sind, wie auch im Ganzlaub, die Oribatiden mit 6719 Ind/m^2 , was 79 % der Humiphagen entspricht.

Den höchsten Biomasseanteil haben die Oribatiden und die Enchytraeiden. Sie stellen je 28 %, zusammen also 56 % der Biomasse der Humiphagen.

b) Zoopbage der Halblaubschicht

Der Anteil der Zoophagen an der Fauna der Halblaubschicht beträgt 21 % der Individuen

und 15 % der Biomasse.

Wie im Ganzlaub ist auch hier die dominante Gruppe die der räuberischen Milben, die 85 % der Individuen der Zoophagen der Halblaub-schicht ausmachen.

c) Die gesamte Mesofauna der Halblaubschicht

Die bedeutendsten Vertreter der Fauna der Halblaubschicht sind die Oribatiden und die Enchytraeiden, die zusammen 47 % der Bio-masse stellen.

Die Populationsdichte der gesamten Fauna der Halblaubschicht beträgt im Jahresmittel 10797 Ind/m^2 , das sind 25 % der gesamten Mesofauna der vier Bodenschichten. Die Bio-masse macht $465,4 \text{ mg/m}^2$ aus, das sind 12 % der Gesamtf fauna. Sowohl nach Individuenzahl als auch nach Biomasse pro Quadratmeter sind das knapp die doppelten Werte wie für die Ganzlaubschicht. Da die Halblaubschicht aber auch schwerer ist (490 g/m^2) als die Ganzlaubschicht (300 g/m^2) ergibt sich, be-rechnet pro Gramm Substrat die gleiche Tier-dichte wie für die Ganzlaubschicht: 22 Ind/g Streu (siehe Tabelle 47). Den höchsten Anteil an dieser Dichte haben, wie auch im Ganzlaub die Oribatiden, mit $13,7 \text{ Ind/g}$ Streu.

2) Jahreszeitliche Veränderungen der Populations-dichte der Tullgrenfauna der Halblaubschicht und Korrelationen mit den Umweltfaktoren

Siehe Tabelle 43

Wie besprochen (3.3.2) können diese Berechnungen nur für die Tullgrenfauna durchgeführt werden.

Die Populationsdichte ist in den Monaten Juli bis November signifikant höher (durchschnittlich 13249 Ind/m^2) als in den übrigen Monaten des Jahres (durchschnittlich 7929 Ind/m^2). Wie in der Ganzlaubschicht, so spiegelt auch hier die Dichteveränderung im wesentlichen den Anstieg der Oribatiden dieser Schicht, die ja 62 % der Halblaubschicht ausmachen. Die mögliche Ursache für diesen zeitlich verschobenen Dichteanstieg in Ganzlaub- und Halblaubschicht wurde in Abschnitt 3.2.6.3 (Korrelationen der Oribatiden mit den Umweltfaktoren) ausführlich erörtert.

Tabelle 45 Korrelationen der Tullgrenfauna der Halblaubschicht mit den Umweltfaktoren

Lufttemperatur	Niederschlagsmenge	rel. Luftfeuchtigkeit	Laubschichtdicke
0,23	0,48	0,41	<u>-0,80</u>

Der unterstrichene Wert ist signifikant ($p=0,1$).

Wie in Abschnitt 2.4 dargelegt, mißt die Laubschichtdicke zwar die übereinanderliegenden Blattschichten von Ganz- und Halblaub zusammen, da aber die jahreszeitlichen Schwankungen der Halblaubschicht äußerst gering sind, spiegelt eine Veränderung der Laubschichtdicke doch im wesentlichen den Zustand der Ganzlaubschicht wider. Da die meisten Tiergruppen der Mesofauna der Halblaubschicht eine negative Korrelation mit

der Laubschichtdicke zeigen (Insektenlarven, Carabiden, Arachniden und vor allem Oribatiden), führt das auch zu einer stark negativen Korrelation der Gesamtfauuna der Halblaubschicht mit der Laubschichtdicke. Die möglichen Gründe dafür sind ebenfalls in Abschnitt 3.2.6.3 dargelegt.

3.3.2.3 Die Mesofauna der Humusschicht

Die Humusschicht besteht aus Rohhumus. Hier liegen die nunmehr stark zerkleinerten Laubpartikel zusammen mit dem Kot der Bodentiere in einer bröseligen Struktur vor, während in der darüberliegenden Halblaubschicht die Blatteile noch in dichten Lagen übereinanderliegen und miteinander verklebt sind. Von Klimaschwankungen ist diese Schicht noch weniger betroffen als die Halblaubschicht. Das Trockengewicht der Humusschicht betrug 1975 im Jahresmittel 8695 g/m^2 , ist also wesentlich höher als das Gewicht der beiden Streuschichten. Die Dicke der Humusschicht liegt bei 1 - 3 cm; jahreszeitliche Schwankungen sind minimal.

1) Populationsdichte und Biomasse

Siehe Tabelle 40

a) Humiphage der Humusschicht

Die Populationsdichte der Humiphagen der Humusschicht beträgt 17118 Ind/m^2 , das sind 81 % der dort lebenden Tiere; die Biomasse macht 2078 mg/m^2 aus, das sind 82 % der Biomasse der Humusfauna.

In der Humusschicht rücken die in den oberen Schichten dominanten Oribatiden an zweite Stelle. Am häufigsten sind hier die Enchytraeiden mit 6529 Ind/m^2 , das sind 56 % der in dieser Schicht lebenden Humiphagen. Ihre

Biomasse macht 60 % ($1\,241\text{ mg/m}^2$) der Biomasse der Huminhagen dieser Schicht aus.

b) Zoophage der Humusschicht

Die Populationsdichte der zoophagen Humustiere beträgt $3\,982\text{ Ind/m}^2$, das sind 19 % der Gesamtfau-
na der Humusschicht; die Biomasse macht 18 % ($447,5\text{ mg/m}^2$) der Biomasse der Humusfauna aus.
Zwar sind die räuberischen Milben zahlenmäßig immer noch, wie auch in den Laubschichten, die häufigsten Tiere. Mit $2\,447\text{ Ind/m}^2$ stellen sie 62 % der zoophagen Humustiere, aber den weitaus größten Anteil an der Biomasse haben die Chilo-
poden mit $237,6\text{ mg/m}^2$, das sind 53 % der Bio-
masse der zoophagen Humustiere.

c) Die gesamte Mesofauna der Humusschicht

Die Individuendichte der Mesofauna der Humusschicht beträgt im Jahresmittel $21\,099\text{ Ind/m}^2$, das sind 49 % der gesamten Mesofauna. Die Biomasse macht $2\,525,2\text{ mg/m}^2$ aus, das sind 64 % der Biomasse der gesamten Mesofauna; die Hälfte davon entfällt auf die Enchytraeiden).

Damit ist die Humusschicht die Schicht, in der die weitaus meisten Tiere der Mesofauna leben. Allerdings hat diese Schicht auch ein sehr viel höheres Gewicht als die beiden Streuschichten und so ergibt sich, berechnet pro Gramm Humus eine Dichte von nur $2,4\text{ Ind/g}$ Substrat. Verglichen damit haben die Streuschichten mit 22 Ind/g Substrat eine zehnmal höhere Dichte (siehe auch 3.2.3.5).

2) Jahreszeitliche Veränderungen der Populationsdichte der Tullgrenfauna und Korrelationen mit den Umweltfaktoren

Die Populationsdichte der Tullgrenfauna der Humusschicht weist, im Gegensatz zu den Streuschichten, keine signifikanten jahreszeitlichen Schwankungen auf (siehe Tabelle 43).

Signifikante Korrelationen mit den Umweltfaktoren zeigten sich ebenfalls nicht.

3.3.2.4 Die Mesofauna der Lehmschicht

In der mineralischen Lehmschicht finden sich nur noch Reste organischen Materials. Die Schicht ist sehr kompakt; nur von wenigen Gängen und Öffnungen durchzogen.

Eine Gewichtsbestimmung dieser Schicht, die eine Dicke von ca. 0 - 4 Meter erreicht, wurde nicht durchgeführt.

1) Populationsdichte und Biomasse

Siehe Tabelle 41

a) Humiphage der Lehmschicht

Die Populationsdichte der humiphagen Tiere der Lehmschicht beträgt 3619 Ind/m^2 , das sind 78 % der dort lebenden Tiere; ihre Biomasse macht 81 % (584 mg/m^2) der Fauna der Lehmschicht aus.

Wie im Humus ist auch hier die größte Gruppe die der Enchytraeiden, die 66 % (2379 Ind/m^2) der humiphagen Mesofauna der Lehmschicht stellen. Ihr Anteil an der Biomasse beträgt sogar 77,4 % (452 mg/m^2).

b) Zoophage der Lehmschicht

Der Anteil der Zoophagen an der Fauna der einzelnen Schichten nimmt von oben nach unten zu und in der Lehmschicht erreichen sie mit 22 % (995 Ind/m^2) den höchsten Anteil an der Fauna. Ihre Biomasse macht hier 19 % (140 mg/m^2) aus.

Zahlenmäßig dominieren auch in dieser Schicht

die räuberischen Milben mit 62 % (613 Ind/m^2), den größten Anteil an der Biomasse aber haben die Chilopoden mit $62,6 \text{ mg/m}^2$ und die Japygiden mit $45,5 \text{ mg/m}^2$, was zusammen 77 % der Biomasse der zoophagen Tiere der Lehmschicht ausmacht.

c) Die gesamte Mesofauna der Lehmschicht

Die Lehmschicht ist die tierärmste aller vier Bodenschichten, dort leben im Jahresmittel nur 11 % (4614 Ind/m^2) der Gesamtf fauna. Ihre Biomasse macht 724 mg/m^2 , das sind 18,3 % der Biomasse der Mesofauna aus.

Die Dichte der Tiere pro Gramm Substrat konnte nicht berechnet werden, da, wie oben erwähnt, keine Gewichtsbestimmung der Lehmschicht durchgeführt wurde.

2) Jahreszeitliche Veränderungen der Populationsdichte der Tullgrenfauna und Korrelationen mit den Umweltfaktoren

Wie in der Humusschicht, so zeigt auch die Mesofauna der Lehmschicht keine signifikanten jahreszeitlichen Schwankungen der Populationsdichte (siehe Tabelle 43).

Signifikante Korrelationen mit den Umweltfaktoren zeigten sich ebenfalls nicht.

3.3.2.5 Die gesamte Mesofauna

Dieser Abschnitt bringt eine kurze Zusammenfassung der Mesofauna aller vier Bodenschichten.

1) Populationsdichte und Biomasse

Siehe Tabelle 42

a) Humiphage der Mesofauna der vier Bodenschichten

Der Anteil der Humiphagen beträgt mit 35008 Ind/m² 83 % der gesamten Mesofauna, ihr Biomasseanteil macht 82 % (3281 mg/m²) aus.

Zahlenmäßig die größte Gruppe ist die der Oribatiden mit 51 % (17828 Ind/m²). Den höchsten Anteil an der Biomasse haben die Enchytraeiden mit 56 % (1846 mg/m²).

b) Zoopphage der Mesofauna der vier Bodenschichten

Die Populationsdichte der zoophagen Mesofauna beträgt 17 % (7973 Ind/m²) der Mesofauna, ihr Anteil an der Biomasse 18 % (673 mg/m²).

Zahlenmäßig überwiegen die räuberischen Milben, die 71 % (5694 Ind/m²) der Zoophagen stellen.

Den höchsten Anteil an der Biomasse haben die Chilopoden mit 47 % (315 mg/m²), an zweiter Stelle stehen die Jaegyiden mit 23 % (153 mg/m²).

c) Die gesamte Mesofauna der vier Bodenschichten

Die Populationsdichte der gesamten Mesofauna

beträgt im Jahresmittel 42981 Ind/m^2 , die Biomasse 3954 mg/m^2 , davon entfallen auf:

die Tullgrenfauna 32817 Ind/m^2 u. 1730 mg/m^2
die Enchytraeiden 9714 Ind/m^2 u. 1846 mg/m^2
die Schnecken 450 Ind/m^2 u. 378 mg/m^2 .

Eine Berechnung der Individuendichte pro Gramm Substrat war nicht möglich, da keine Gewichtsbestimmungen der Lehmschicht vorliegen.

2) Jahreszeitliche Veränderungen der Populationsdichte der Tullgrenfauna der vier Bodenschichten und Korrelationen mit den Umweltfaktoren

Wie besprochen (3.3.2), können diese Berechnungen nur für die Tullgrenfauna durchgeführt werden. Signifikante jahreszeitliche Veränderungen der Populationsdichte traten nicht auf (siehe Tabelle 43).

Eine signifikante Korrelation der gesamten Mesofauna besteht nur mit der Laubschichtdicke, sie beträgt: - 0,70.

Dies spiegelt wohl in erster Linie das Verhalten der Oribatiden wider, die ja 54 % aller Tullgrentiere ausmachen, aber auch Insektenlarven und Arachniden zeigen eine negative Korrelation mit der Laubschichtdicke.

Auf die möglichen Gründe für diese negative Korrelation mit der Laubschichtdicke wurde bereits in den betreffenden Terteilen, besonders in Abschnitt 3.2.6.3 eingegangen.

3) Diskussion

a) Populationsdichteschwankungen der gesamten Tullgrenfauna und Korrelationen mit den Umweltfaktoren

Jahreszeitliche Schwankungen der Populations-

dichte der Tullgrenfauna treten nur in den beiden obersten Bodenschichten, die diesen Veränderungen auch am stärksten ausgesetzt sind, auf; in der Ganz- und Halblaubschicht. Sie sind wohl vor allem auf die Dichteveränderungen der Oribatiden (der zahlenmäßig stärksten Gruppe dieser Schichten) zurückzuführen. Auf die möglichen Ursachen der Dichteschwankungen in den beiden Streuschichten und ihre Zusammenhänge mit der Temperatur und Laubschichtdicke wurde deshalb auch ausführlich bei der Besprechung dieser Tiergruppe hingewiesen (siehe 3.2.6 Absatz 3).

Signifikante Korrelationen mit der Lufttemperatur zeigen sowohl die Tullgrenfauna der Ganzlaubschicht als auch die größeren Bodentiere, die Makrofauna. Interessanterweise aber ist die Korrelation bei den Tieren der Tullgrenfauna positiv (+ 0,68) und wird vor allem durch das Verhalten der Oribatiden verursacht, bei der Gruppe der Makrofauna ist die Korrelation negativ (- 0,63) und ist vor allem auf das Verhalten der Isopoden, Chilopoden und großen Spinnen zurückzuführen. Die Ursache für dieses gegensätzliche Verhalten bleibt offen.

b) Vergleich der Tierdichte der Mesofauna berechnet pro Fläche und pro Gramm Substrat

Siehe dazu die Tabellen 46 und 47

Vergleicht man die Schichten ohne Berücksichtigung ihrer Substratmenge, so zeigt

Tabelle 46 Häufigkeitsverteilung der Individuen einer Tiergruppe in den jeweiligen Bodenschichten
(Angegeben ist der prozentuale Anteil der Tiergruppen in jeder Schicht, berechnet nach den Individuen/m². Die unterstrichenen Zahlen zeigen an, daß der Anteil in dieser Schicht signifikant höher ist als in den übrigen Bodenschichten.)
Die Reihenfolge der Tiergruppen entspricht der Reihenfolge in Tabelle 42.

Tiergruppe	Ganzlaub-schicht	Halblaub-schicht	Humus-schicht	Lehm-schicht
Enchytraeidae	2	6	<u>67</u>	25
Gastropoda	13	16	<u>61</u>	10
Oribatei	<u>28</u>	<u>38</u>	<u>32</u>	2
hum. Apterygota ohne Coll.	3	11	<u>73</u>	13
alle Insektenlarven	11	25	<u>56</u>	8
Collembola	5	15	<u>68</u>	12
Isopoda	3	8	<u>88</u>	1
Diplopoda	6	12	<u>68</u>	14
hum. Coleoptera	17	<u>35</u>	<u>35</u>	13
Chilopoda	1	4	<u>75</u>	20
Japygidae (=zoo-phage Apteryg.,)	0	5	<u>65</u>	30
Nicht-Oribatei	12	<u>34</u>	<u>43</u>	11
Arachnida ohne Acari	3	14	<u>68</u>	15
Staphylinidae	7	11	<u>63</u>	19
Carabidae	4	26	<u>62</u>	8

Tabelle 47 Dichte der Tiergruppen der Mesofauna in den drei organischen Bodenschichten, angegeben in Individuen pro Gramm Bodenschicht.

Siehe dazu 2.5.1.1 und 3.3.2.5 (Diskussion)
Die Reihenfolge der Tiergruppen entspricht der Reihenfolge in Tabelle 46

Tiergruppe	Ganzlaub- schicht	Halblaub- schicht	Humus- schicht
	($\frac{\text{Ind}}{\text{g Substrat}}$)	($\frac{\text{Ind}}{\text{g Substrat}}$)	($\frac{\text{Ind}}{\text{g Substrat}}$)
Enchytraeidae	0,76	1,18	0,75
Gastropoda	0,20	0,15	0,03
Oribatei	16,60	13,71	0,66
hum. Apterygota ohne Collembola	0,06	0,14	0,05
alle Insekten- larven	0,50	0,72	0,09
Collembola	0,73	1,29	0,33
Isopoda	0,01	0,01	0,01
Diplopoda	0,06	0,09	0,03
humiphage Coleoptera	0,09	0,11	0,01
Chilopoda	0,01	0,03	0,03
Japygidae	0,00	0,02	0,02
Nicht-Oribatei	2,25	3,94	0,28
Arachnida ohne Acari	0,11	0,25	0,07
Staphylinidae	0,03	0,03	0,01
Carabidae	0,07	0,30	0,04
SUMME	21,5	22,0	2,4

sich, daß jede Tiergruppe der Mesofauna ihren höchsten Individuenanteil pro Quadratmeter in der Humusschicht erreicht. Eine gewisse Ausnahme machen da nur die Oribatiden, die humiphagen Coleoptera und die Nicht-Oribatiden, die auch noch in den darüberliegenden Streuschichten vergleichbar hohe Individuendichten pro Quadratmeter erreichen (Tabelle 46). Wie in den vorhergehenden Abschnitten besprochen, lebt die Hälfte aller Tiere der Mesofauna (49 % der Individuen) in der Humusschicht, in der Ganzlaubschicht sind es 15 %, in der Halblaubschicht 25 % und im Lehm 11 %.

Nimmt man aber, wie in Abschnitt 2.5.1.1 dargestellt, die Anzahl der Tiere pro Gramm Substrat als Maßstab für ihre Dichte, so entsteht ein völlig anderes Bild: die beiden relativ leichten Streuschichten haben mit 22 Tieren/g Substrat eine zehnmal höhere Dichte als die schwere Humusschicht mit nur 2,4 Tieren/g Humus (siehe Tabelle 47).

Zwar leben die meisten Tiere nahezu jeder Tiergruppe - wie die vorherige Betrachtung zeigte - in der Humusschicht, ihre höchste Dichte pro Gramm Substrat aber erreichen die meisten Tiergruppen in der Halblaubschicht; 5 Gruppen zeigen auch eine hohe Dichte pro g Substrat in der Ganzlaubschicht (vor allem die beiden Milbengruppen), im Humus aber ist die Dichte aller Tiergruppen, bezogen auf das Gewicht der Schicht, gering. Man könnte daraus schließen, daß die Humusschicht im Vergleich zu den Streuschichten,

trotz der geringeren Klimaschwankungen, keinen attraktiven Lebensraum für die Mesofauna darstellt, und die hohe Zahl der Tiere (bezogen auf den Quadratmeter) darauf beruht, daß diese Schicht sehr viel mehr Substrat zu bieten hat als die darüberliegenden Streuschichten. Welche der beiden Berechnungsarten die realistischere ist, mag dahingestellt bleiben.

c) Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren

Williams (1941), der in einem Regenwald in Panama sowohl Handsammlungen als auch Tullgrenextraktionen durchführte, fand im Durchschnitt 9800 Tiere pro m^2 , als Höchstwert 19000 Ind/ m^2 . Verglichen mit den 42981 Ind/ m^2 in Seacté erscheinen diese Werte sehr niedrig. Eventuell muß dabei berücksichtigt werden, daß die Proben nur in der dortigen Trockenzeit von Januar bis April genommen werden konnten, und daß die Tullgrenproben nur für 6 - 7 Stunden extrahiert werden konnten.

Greenslade and Greenslade (1970) geben für einen tropischen Tieflandwald der Solomon Inseln Werte von 46246 bis maximal 67106 Ind/ m^2 an, was im Größenbereich gut mit den Werten von Seacté übereinstimmt.

3.3.3 DER NAHRUNGSVERBRAUCH DER BODENFAUNA UND IHR ANTEIL AN DER STREUUMSETZUNG

Wie in Abschnitt 3.3 besprochen, wird der Nahrungsverbrauch der Bodenfauna für folgende Gruppen berechnet:

Erstzersetzer (=Humiphage der Makrofauna)

Folgezersetzer (=Humiphage der Mesofauna)

Zoophage (= Zoophage der Makro- und Mesofauna)

Auf die grundlegenden Schwächen der Einordnung aller Humiphagen der Makrofauna zu den Erstzersettern und aller Humiphagen der Mesofauna zu den Folgezersettern wurde ebenfalls in Abschnitt 3.3 hingewiesen.

Wie die Abschnitte "Nahrung" bei den einzelnen Tiergruppen (3.2.1 - 3.2.14) zeigen, konnten nahezu alle größeren humiphagen Bodentiere im Labor mit Streunahrung gehalten werden oder sind aus der Literatur als Streufresser bekannt, können also ohne weiteres zu den Erstzersettern gerechnet werden. Zu einer gewissen Überschätzung der Erstzersetzer führt allerdings die Tatsache, daß Regenwürmer nicht nur Streu sondern auch Erde fressen.

Eine Unterschätzung der Erstzersetzer entsteht dadurch, daß alle Humiphagen der Mesofauna zu den Folgezersettern gerechnet werden, obwohl sicher unter den Oribatiden auch Erstzersetzer sind. Da aber andererseits 63 % der gesamten humiphagen Mesofauna in der Humusschicht lebt und sich vermutlich auch von ihr ernährt, und nur 19 % in den beiden Laubschichten, kann man annehmen, daß der Fehler nicht zu groß ist.

Für die Berechnung des Nahrungsverbrauches wurden die Kalorienangaben in Gramm Frischgewicht umgerechnet, um mit den Biomassewerten der Bodentiere vergleichen zu können. Der Energiebetrag feuchter Streu beträgt 1,72 kcal/g (siehe 3.1.2). Dieser Betrag kann nicht nur für die Nahrung der Erstzer-setzer sondern auch für die der Folgezer-setzer gelten, da sich Folgezersetzer von zersetzter Streu bzw. dem Kot der Erstzer-setzer ernähren und der Kot der Erstzersetzer in etwa den gleichen Kaloriengehalt hat wie die Streu selbst (Kramer, in prep.)

Für die Zoophagen erfolgte die Umrechnung der Kalorienmenge auf Frischgewicht der Nahrung nach Cummins (1971), der für Arthropoden, die bestimmt einen Großteil der Nahrung der Zoophagen ausmachen, einen Wert von 2,3 kcal/g Frischgewicht angibt.

Da es sich bei allen Berechnungen der Nahrungsmenge um Mindestbeträge handelt, wurde, wie in der Gesamtfehlerabschätzung (2.7) besprochen, die berechnete Nahrungsmenge als Minimalwert und die doppelte Menge als Maximalwert angegeben.

Tabelle 48

Der Nahrungsverbrauch der Bodenfauna in Seacté

Alle Gewichtsangaben sind Frischgewichte

Erläuterungen im Text, Abschnitt 3.3.3

Tiergruppe	Anzahl Bio- masse	Gewicht pro Tier	Nahrungsverbrauch pro Jahr und Ind. als Viel- faches des durchschn. Körpergew.	Nahrungs- verbrauch pro Jahr und Ind. ($\frac{1}{\text{Jahr} \times \text{Ind.}}$)	(g)	(kcal)
	($\frac{\text{Ind.}}{m^2}$)	($\frac{mg}{m^2}$)	(mg)	($\frac{mg}{\text{Jahr} \times \text{Ind.}}$)		
<u>HUMIPHAGE:</u>						
a) Makrofauna Oxobolus	0,09	1 380	15 300	611×10^3	$1 222 \times 10^3$	40 - 80 55 - 110 94 - 188
Erstersetzer ohne Oxobolus	109	7 196	66,02	2 220 - 4 440	34 - 68 242 - 484	416 - 832
ALLE ERST- ZERSETZER	109	8 576	78,68	2 725 - 5 450	35 - 70 297 - 594	510 - 1020
b) Mesofauna FOLGEZERSETZER	35 008	3 281	0,09	11 - 22	118 - 236 372 - 744	640 - 1280
ALLE HUMIPHAGEN	35 117	11 857	0,34	19 - 38	56 - 112 669 - 1338	1150 - 2300
ZOOPHAGE	7 979	983	0,12	10 - 20 ⁺	79 - 158 ⁺	76 - 152 ⁺ 175 - 350
ALLE BODEN- TIERE	43 096	12 840	0,30	- x)	- x)	- x) 1325 - 2650

x) Streunahrung der Humiphagen und Arthropodenahrung der Zoophagen wurden nicht addiert.

+) Bei der Nahrung der Zoophagen handelt es sich um Arthropodenfrischfutter mit einem Kaloriengehalt von 2,3 kcal/g (Cummins, 1971)

3.3.3.1 Die Erstzersetzer

Der Nahrungsverbrauch der Erstzersetzer ist in Tabelle 48, die einzelnen Tiergruppen der Erstzersetzer sind in Tabelle 37 aufgeführt.

Wenn auch die Individuendichte der Erstzersetzer mit 109 Ind/m^2 gering ist, so stellen sie doch wegen ihrer Größe mit einer Biomasse von $8,6 \text{ g/m}^2$ 67 % der Biomasse der gesamten Bodenfauna, sind also die wichtigste Gruppe der Bodentiere. Ihr jährlicher Nahrungsverbrauch beträgt $297 - 594 \text{ g/m}^2$ frische Streu. Bei einem jährlichen Streufall von 2850 g/m^2 frischer Streu heißt das, daß 10,5 - 21 % der gesamten Streu den Darmkanal der Erstzersetzer passiert. Die Streu wird auf diese Weise zerkleinert und für eine weitere Umsetzung durch Folgezersetzer und andere Bodenorganismen vorbereitet (siehe auch Diskussion am Ende des Abschnittes 3.3.3.3).

Bei einem mittleren Körpergewicht von 79 mg frißt jeder Erstzersetzer 2,7 - 5,4 g frische Streu pro Jahr, das heißt das 35 - 70 fache seines Körpergewichtes.

Berechnet man den Nahrungsverbrauch nur für die kleineren Erstzersetzer - ohne Oxobolus - so verringert sich die durchschnittliche Nahrungsmenge auf 2,2 - 2,4 g pro Tier und Jahr; der Unterschied macht sich nicht stark bemerkbar, da Oxobolus, verglichen mit den anderen Erstzsetzern eine sehr geringe Dichte hat ($0,09 \text{ Ind/m}^2$). Bemerkenswert ist aber, daß der jährliche Nahrungsumsatz von Oxobolus das 40 - 80fache seines Körpergewichtes beträgt, also etwas über dem der kleineren Erst-

zersetter (34 - 68fach) liegt. Da Oxobolus mit seinem Gewicht von 15,3 g seine Nahrungskonkurrenten um das 230fache übertrifft, widerspricht das deutlich der sonst üblichen Regel, daß der Nahrungsverbrauch der Tiere mit zunehmendem Körpergewicht abnimmt. Dieser deutlich höhere Nahrungsverbrauch muß seine Ursache darin haben, daß Oxobolus nur einen kleinen Teil der aufgenommenen Nahrung ausnutzt und eben deshalb sehr viel frißt und wieder als Kot abgibt. Dafür spricht auch, daß Kotanalysen von Oxobolus etwa den gleichen Kaloriengehalt haben wie die Streu selbst (Kramer, in prep.). Diese hohe Umsatzrate macht Oxobolus zu einem besonders effektiven Streuzersetzer.

3.3.3.2 Die Folgezersetzer

Der Nahrungsverbrauch der Folgezersetzer ist in Tabelle 48 angegeben, die einzelnen Tiergruppen in Tabelle 42.

Im Gegensatz zu den Erstzersetzern sind die Folgezersetzer die individuenreichste Tiergruppe; mit 35 008 Ind/m² stellen sie 81 % aller Bodentiere, ihr Biomasseanteil beträgt allerdings nur 26 %. Der jährliche Nahrungsverbrauch liegt bei 372 - 744 g Frischfutter pro Quadratmeter. Diese Menge liegt über dem Verbrauch der Erstzersetzer, was zeigt, daß sich die Folgezersetzer nicht ausschließlich vom Kot der Erstzersetzer ernähren können, sondern noch weiche Streu, Pilze etc. fressen.

In dem hohen Nahrungsverbrauch und der geringen Biomasse zeigt sich die hohe Umsatzrate dieser kleinen Tiere: bei einem mittleren Körpergewicht von 0,09 mg/Ind frißt jeder Folgezersetzer 11 - 22 mg Nahrung pro Jahr, das ist das 118 - 236fache seines Körper-

gewichtetes. Die größeren Erstzersetzer dagegen haben nur eine jährliche Umsatzrate vom 35 - 70fachen ihres Körpergewichtes.

3.3.3.3 Die Zoophagen

Der Nahrungsverbrauch der Zoophagen ist in Tabelle 48 angegeben, die einzelnen Tiergruppen in den Tabellen 37 und 42.

Die Dichte der Zoophagen beträgt 7979 Ind/m^2 . Gemessen am Biomasseanteil (8 %) sind sie die kleinste Gruppe der Bodentiere. Ihr Nahrungsverbrauch, der wie oben beschrieben für Arthropodenfrischfutter berechnet wurde, beträgt $76 - 152 \text{ g/m}^2$ und Jahr, das ist das 79 - 158fache ihres Körpergewichtes.

Ein Vergleich der von den Zoophagen jährlich gefressenen Nahrungsmenge mit der vorhandenen Futtermenge ist nicht möglich, da über die tierische Produktivität keinerlei Werte vorliegen.

Diskussion

Den **E r s t z e r s e t z e r n** unter den Bodentieren fällt die wichtige Aufgabe zu, die zu Boden gefallen Streuteile zu zerkleinern. Diese Zerkleinerung ermöglicht dann die weitere Umsetzung des Materials durch Folgezersetzer und Mikroorganismen.

In Seacté passieren 10 bis 21 % der Gesamtstreu den Darm der Erstzersetzer. Das ist, verglichen mit der Streuumsetzung auf Mullböden gemäßigter Breiten, wo nahezu die gesamte Streu durch Erstzersetzer zerkleinert wird (Brauns, 1968), eine sehr geringe Menge. Allerdings muß berücksichtigt werden, daß Erstzersetzer wesentlich mehr Streu zerkleinern, als sie

sie fressen. Besonders gut zu beobachten war dies bei Oxobolus sowohl im Freiland als auch im Labor: die Tiere fressen nie ein Blatt ganz, sondern beißen kleine Stückchen ab und zerbröseln dabei Teile des Blattes, die dann zu Boden fallen. Dann wenden sie sich einem anderen Streuteil zu und so fort. Durch dieses Fraßverhalten wird schätzungsweise ebenso viel an Streu zerkrümelt wie gefressen wird, und auch dieses Material ist dann für die kleineren Folgezersetzer besser zu verwerten als die großen Streuteile.

Im Höchstfall werden so aber 40 % der Gesamtstreu von den Erstzersettern gefressen und zerkrümelt; mindestens 60 % bleiben von den Erstzersettern unberührt. Davon wiederum verschwindet ein Teil durch den Direktabbau der Pilze und durch die Aufnahme löslicher Stoffe durch die Oberflächenwurzeln der Pflanzen; der Rest zerfällt, wird von Bakterien, Protozoen etc. weiter abgebaut und bildet den Hauptbestandteil der dünnen Rohhumusschicht am Boden.

Die Folgezersetzer haben keinen unmittelbaren Anteil an der Zerkleinerung der Streu, sondern sind auf die Streumenge angewiesen, die sie schon zersetzt vorfinden. Eine Ausnahme davon machen höchstens einige Gruppen der Oribatiden und eventuell der Collembolen. Da der jährliche Nahrungsverbrauch der Folgezersetzer aber über dem der Erstzersetzer liegt (siehe Tabelle 48), kann man daraus schließen, daß sie nicht nur den Kot der Erstzersetzer fressen, sondern ihnen noch andere Nahrungsquellen zur Verfügung stehen. Neben Pilzhypen und von Pilzen zersetzte Streu kommen dafür auch noch die von den Erstzersettern zerkrümelten Streuteile in Betracht.

Die Zoophagen haben keinen direkten Anteil an der Streuzersetzung, sie wirken höchstens indirekt durch Bewegungsaktivität oder Verbreiten von Mikroorganismen mit.

Vergleich der Biomassen der einzelnen Trophieebenen

Vergleicht man die Biomassen der einzelnen Trophieebenen in Seacté, so kommt man zu folgenden Werten:

Das Durchschnittsgewicht der frischen Streu betrug 1975 1966 g/m^2 .

Die Biomasse aller humiphagen Bodentiere betrug durchschnittlich 12 g/m^2 , das sind 0,4 % des Streugewichtes. Die zoophagen Bodentiere wiederum haben eine durchschnittliche Biomasse von 1 g/m^2 ; das sind 8,4 % des Gewichtes der Humiphagen.

Bei einem Vergleich dieser Biomassewerte muß man sich allerdings im Klaren darüber sein, daß die untersuchten und hier aufgeführten Glieder dieser Nahrungskette nur Teilstücke dieser Kette sind. So ernähren sich von der Streu nicht nur die humiphagen Bodentiere, sondern auch noch Pilze, Hefen, Bakterien, Protozoa etc. Die Humiphagen wiederum haben nicht nur die untersuchten Zoophagen als Freßfeinde sondern auch noch Kleinsäuger, Vögel und andere Tiere. Als Nahrung für die zoophagen Bodentiere wiederum kommen außer den untersuchten Humiphagen noch zahlreiche andere Tiere in Betracht, z. B. Protozoa, Bakterien, ein Teil der Zoophagen selbst und Tiergruppen, die in dieser Arbeit nicht erfaßt wurden, da sie keine ausgesprochenen Bodentiere sind, wie Fliegen, Schmetterlinge und andere.

Fittkau und Klinge (1973) und Beck (1971) gehen für einen Tieflandwald im Amazonas eine Streuauflage von $1\,500\text{ g/m}^2$ Frischgewicht und eine Gesamtbiomasse der Bodentiere von $8,4\text{ g/m}^2$ an, das sind $0,5\%$ des Streugewichtes.

In Seacté beträgt das Frischgewicht der Streuauflage durchschnittlich $1\,966\text{ g/m}^2$ (bzw. 790 g/m^2 Trockengewicht, siehe Teil I der Dissertation) und die Biomasse aller Bodentiere $12,9\text{ g/m}^2$, das sind $0,7\%$ des Streugewichtes, also nur ein geringfügig höherer Wert als der im Amazonas.

Irmeler (1976) fand in Überschwemmungswäldern des Zentralamazonas eine, je nach Walddtyp wechselnde, Menge von Streu am Waldboden und ebenfalls verschiedene Biomassewerte der Streuzersetzer. Seine Angaben beziehen sich auf trockene Streu: Bei $3,8\text{ Tonnen/Hektar}$ Streu am Boden betrug die Biomasse der Streuzersetzer 2 kg/ha , das sind $0,05\%$ des Streugewichtes. Bei einer Streuauflage von $12,1\text{ t/ha}$ machte die Biomasse der Streuzersetzer 12 kg/ha aus, das sind $0,1\%$ des Streugewichtes.

In Seacté lagen 1975 im Jahresdurchschnitt $7,9\text{ t/ha}$ trockener Streu am Boden und die Biomasse der Erstzersetzer betrug $85,76\text{ kg/ha}$, das sind $1,09\%$ des Streugewichtes, also ein zehnmal höherer Wert als in den tierarmen Überschwemmungswäldern.

4 DISKUSSION

4.1 Biomasse und Individuendichte der Bodenfauna in Seacté im Vergleich zu anderen Wäldern

Quantitative Untersuchungen über Meso- und Makrofauna eines mit Seacté vergleichbaren Waldes liegen nicht vor. Da der Wald aber in gewisser Weise eine Mittelstellung zwischen gemäßigten und tropischen Wäldern einnimmt, so werden hier ein europäischer Wald und ein tropischer Tieflandwald zum Vergleich herangezogen:

- 1) Volz (1967) führte in der Pfalz quantitative Untersuchungen verschiedener Biotone durch und bringt in seiner Arbeit Dichtewerte von Collembolen und Milben sowie prozentuale Biomasseanteile verschiedener Tiergruppen der Makrofauna. Je nach den dominierenden Tiergruppen teilt er die Böden in verschiedene Typen ein, von denen der sogenannte Regenwurmboden und der diplonodenreiche Bodentyp hier zum Vergleich herangezogen werden sollen.
- 2) Eine der wenigen quantitativen Arbeiten der Meso- und Makrofauna tropischer Wälder stammt von Beck (1971 und zitiert aus Fittkau und Klinge, 1973). Er untersuchte die Bodenfauna eines tropischen Tieflandregenwaldes im Amazonasgebiet. Es handelt sich dabei um einen Wald, der tiefer liegt als der Wald von Seacté und eine wesentlich höhere Durchschnittstemperatur (23 - 29°C; Seacté: 18°C) aufweist.

Zu 1)

Vergleich mit zwei verschiedenen mitteleuropäischen
Böden

Die Werte von Volz (1967) und die Vergleichswerte aus Seacté sind in Tabelle 49 aufgeführt.

Bei den Regenwurmböden handelt es sich um Mullböden in Auenwäldern. Die Gesamthiomasse der Makrofauna beträgt $50 - 110 \text{ g/m}^2$, 91 - 94 % davon stellen die Regenwürmer. Collembolen und Milben erreichen nur eine geringe Dichte.

Bei dem diplonodenreichen Boden handelt es sich um einen Boden auf Kalkgestein. Die Gesamthiomasse der Makrofauna ist äußerst gering, die Regenwurmfaua nur sehr schwach vertreten; dagegen bestreiten Diplonoden über die Hälfte der Biomasse. Die Dichte der Collembolen und Milben ist sehr viel höher als bei den Regenwurmböden.

Die Werte für die Bodenfauna von Seacté liegen interessanterweise in der Mitte zwischen diesen beiden Bodentypen:

Die Gesamthiomasse der Makrofauna liegt über den Werten des diplonodenreichen Bodens, bleibt aber weit unter denen der Regenwurmböden zurück. Zwar dominieren Regenwürmer in Seacté (sie stellen 67 % der Biomasse der Makrofauna); doch verglichen mit der hohen Biomasse der deutschen Regenwurmböden ($50 - 110 \text{ g/m}^2$) muß ihre Bedeutung für die Humusbildung gering bleiben, was sich darin zeigt, daß der Boden in Seacté nie bis zum Mullboden verarbeitet wird, sondern auf der Stufe des Rohhumus bleibt.

Tabelle 49 Vergleich der Bodenfauna von Seacté mit
zwei verschiedenen deutschen Böden (nach
Volz, 1967)

Erläuterungen Abschnitt 4.1

Tiergruppen	Regenwurmbo- den in Deutsch- land		
	Seacté		

Biomasse der Makro- fauna (g/m ²)	50 - 110	3,5	8,9
--	----------	-----	-----

Gewichtsprozent der
einzelnen Tiergruppen:

Lumbricidae	91 - 94	10	67
Gastropoda	0 - 4	0	4
Coleoptera	0 - 3	27	1
Insektenlarven	0 - 1	0	3
Diplopoda	1 - 2	52	17
Isonoda	0 - 1	6	0

Mesofauna:

Anzahl/m ²	7 000 -		
Collembola	19 000	28 000	4 208
Acari	3 800 -		
	50 000	132 000	23 522

Der prozentuale Anteil der Biomasse der Diplonoden in Seacté liegt zwar weit unter den Werten, die Volz für einen diplonodenreichen Boden angibt; doch ist ihr Anteil wesentlich höher als in den sog. Regenwurmböden. Sie stellen immerhin 17 % der Biomasse der Makrofauna, ohne Berücksichtigung der Regenwürmer sogar 52 %, also dann genau so viel wie in dem deutschen Boden.

Die Dichtewerte von Collembolen und Milben in Seacté sind geringer als die der mitteleuropäischen Böden; doch muß man berücksichtigen, daß die Werte von Volz für eine Humustiefe von 20 cm gelten, während die organische Auflage in Seacté wesentlich dünner ist: die Rohhumusschicht hat nur eine Dicke von 1 - 3 cm, d. h. der Lebensraum der Bodentiere ist wesentlich geringer.

Zu 2)

Vergleich mit einem neotropischen Wald

Beck (1971 und Beck zitiert aus Fittkau und Klinge, 1973) gibt für einen Tieflandwald im Amazonas Werte der Individuendichte verschiedener Tiergruppen, die in Tabelle 50 aufgeführt sind.

Die Gesamtbiomasse der Bodenfauna liegt im Amazonas bei $8,4 \text{ g/m}^2$, ist also etwas geringer als die Gesamtbiomasse von Seacté mit $12,9 \text{ g/m}^2$. Die Anzahl der Tiere dagegen ist bei Beck doppelt so hoch ($92\ 900 \text{ Tiere/m}^2$) wie in Seacté, das heißt, es gibt in diesem Tieflandwald sehr viel mehr kleine Bodentiere wie z. B. Collembolen und Milben. Das steht in Übereinstimmung mit Volz (1967), der angibt, daß die Dichte der kleinen Folgezerersetzer zunimmt, wenn

größere Primärersetzer fehlen. Dies ist am Amazonas der Fall: Regenwürmer und große streufressende Dipteren fehlen dort ganz. Statt dessen ist die Zahl der Ameisen und Termiten wesentlich höher. Beck schätzt, daß sie drei Viertel der Biomasse der dortigen Fauna ausmachen. Die in den Tabellen angegebenen Werte für Ameisen und Termiten sind (sowohl in Seacté als auch bei Beck) die in den Bodenproben gefundenen Tiere und stellen nur einen Bruchteil der tatsächlich vorhandenen Tiere dar. Ihre tatsächliche Dichte ist mit den angewandten Methoden nicht zu bestimmen, liegt aber sicher in beiden Wäldern höher (siehe auch die Abschnitte 3.2.16 und 3.2.17). Trotzdem zeigen schon diese Werte die großen Unterschiede in den beiden Wäldern.

Weiter fällt auf, daß die Anzahl der Schnecken, Käfer, Insektenlarven, Spinnen und Artervgoten in Seacté wesentlich höher ist als am Amazonas. So betonen sowohl Beck (1971) als auch Fittkau und Klinge (1973) immer wieder die Tierarmut dieser Wälder.

Offensichtlich kann sich bei den tieferen Temperaturen in Seacté bereits ein mannigfaltigeres Bodenleben entwickeln.

Tabelle 50 Vergleich der Bodenfauna in Seacté mit der eines Regenwaldes im Zentralamazonas (nach Beck, zitiert aus Fittkau, 1973)

(Erläuterungen Abschnitt 4.1)

Tiergruppen	Populationsdichte (Ind/m ²)	
	Seacté	Amazonas
Acari	23 522	72 700
Collembola	4 208	12 000
Enchytraeidae	9 714	-
Insektenlarven	1 421	404
Arachnida	879	312
Antervgota ohne Coll.	850	421
Coleontera	845	150
Gastropoda	451	-
Chilonoda	352	353
Diploonoda	344	290
Lumbricidae	92	-
Isonoda	66	80
Formicoidea ^{x)}	28	860
Blattodea	4	2
Grylloidea	1	5
Isontera ^{x)}	0,05	130

^{x)} nur die in Bodenproben erfaßten Tiere;
nicht quantitativ.

4.2 Besonderheiten des Streuabbaus in Seacté im Vergleich zu anderen Wäldern

Um pflanzliches Material in Humus umzuwandeln, ist ein kompliziertes Zusammenwirken von Bakterien, Hefen, Pilzen, Mikroorganismen und Bodentieren nötig.

Bereits an jungen Blättern am Baum beginnt der Prozeß des Abbaus durch Bakterien, Pilze, Hefen und blattfressende Tiere (Jensen, 1974); doch erst wenn die Blätter am Boden angelangt sind, kommt der Abbau durch Mikroorganismen voll zur Wirkung. Eine wesentliche Voraussetzung dafür sind die Durchweichung der Streu durch Regen und Feuchtigkeit und die mechanische Zerkleinerung.

Ewar muß in tropischen Wäldern, in denen heftige Regenfälle häufig sind, auch dem Regen ein gewisser Einfluß auf die mechanische Zerkleinerung zugesprochen werden; doch in erster Linie ist dies immer eine Arbeit der streufressenden Bodentiere. Durch diese Zerkleinerung wird die Oberfläche des Streumaterials um ein Vielfaches vergrößert und dadurch dem weiteren Abbau durch Mikroorganismen und Folgezersetzer zugänglich gemacht.

Ob die Streu am Boden völlig oder nur teilweise zu Humus umgesetzt werden kann, hängt deshalb von der Menge an Erstzersettern ab, die die Bodenschichten besiedeln. Die Anzahl und Menge der Erstzersetzer wiederum richtet sich nach Klima und Bodenbeschaffenheit.

Sind genügend Erstzersetzer und vor allem Regenwürmer vorhanden, dann passiert die gesamte Streu den Darm der Bodentiere, wird zerkleinert und mit Bodenbakterien, die sich im Darm der Tiere vermehren, angereichert. Das so vorbereitete Material wird dann

von Folgezersetzern und Mikroorganismen weiter zu Humus umgesetzt; es entsteht Mull, eine feinkrümelige Humusform, die ebenfalls durch die Tätigkeit von Regenwürmern, zusätzlich mit mineralischen Bestandteilen der Lehmschicht vermengt wird (Schaller, 1962).

In zu trockenen oder - wie es in tropischen Regenwäldern der Normalfall ist - zu naßen Böden, ist die Biomasse der Erstzerersetzer wesentlich geringer, die anfallende Streu wird nicht oder nur teilweise zerkleinert. Es entsteht Rohhumus, der je nach Temperatur mehr oder weniger rasch von Pilzen durchwachsen wird. Schaller (1962) und vor allem Beck (1971) sprechen von einer Konkurrenz zwischen Bodentieren und Pilzen, d. h. wo Pilze überhand nehmen, nehmen Erstzerersetzer ab. Die Nahrungskonkurrenz zwischen Pilzen und Bodentieren kann in tropischen Tieflandwäldern mit den hohen Temperaturen, die ein rasches Pilzwachstum fördern, so weit gehen, daß streufressende Bodentiere zur Pilznahrung übergehen. Beck (1971), der den Darminhalt von Asseln und Diplododen eines tropischen Tieflandregenwaldes im Amazonas untersuchte, konnte zeigen, daß diese Tiergruppen, die in gemäßigten Breiten typische Streufresser sind (Gere, 1962), sich dort weitgehend von Pilzen ernähren.

Außerdem fehlen in solchen Böden grabende Regenwürmer (Beck, 1971), die das organische Material mit anorganischem zu Ton-Humus-Komplexen verbinden. Die große Menge von Ameisen und Termiten können die Regenwürmer nicht ersetzen, da Ameisen entweder Räuber sind oder wie Blattschneiderameisen, frisches Laub sammeln und sowohl Ameisen als auch Termiten das verarbeitete Material nicht wie die Regenwürmer gleichmäßig über den Boden verteilen, sondern in ihren Bauten konzentrieren (Schaller, 1960; Beck, 1971).

Der Wald von Seacté nimmt sowohl klimatisch als auch botanisch eine Mittelstellung zwischen den Wäldern gemäßigter Breiten und tropischen Tieflandwäldern ein. Durch die geographische Lage zwischen dem 15. und 16. Breitengrad und einer Höhe von 700 - 1 000 m über dem Meeresspiegel ist das Klima dort gemäßigter als im tropischen Tiefland, aber doch wesentlich feuchter und wärmer als z. B. in europäischen Wäldern. Fehlt auch der Winter, so unterscheidet sich das Klima durch die Trockenmonate in der ersten Jahreshälfte doch von der Gleichmäßigkeit tropischer Tieflandklimate; auch die mittlere Jahrestemperatur von 18°C liegt in der Mitte zwischen den beiden Extremen.

Botanisch zeigt sich diese Übergangsstellung darin, daß sich neben den tropischen Bäumen auch Vertreter holarktischer Gruppen finden, wie z. B. verschiedene Eichenarten (Kunkel-Westphal und Kunkel, im Druck, und Abschnitt 2.1.2). Auch die Zerfallszeit der Streu liegt mit durchschnittlich 252 Tagen höher als die Zerfallszeiten der Tieflandwälder mit 100 - 200 Tagen (siehe Teil I der Dissertation), aber tiefer als die Zerfallszeiten der Streu europäischer Wälder, die ein bis mehrere Jahre betragen kann.

Diese Zwischenstellung des Bergregenwaldes in Seacté kommt auch in der Zusammensetzung der Bodenfauna und in der Art der Streuzersetzung zum Ausdruck. Am deutlichsten zeigt sich dies in den beiden Hauptgruppen der Erstzersetzer in Seacté, an den Regenwürmern und den Diplopoden:

a) Die Bedeutung der Regenwürmer in Seacté

Im amazonischen Tieflandwald fehlen grabende Regenwurmartens völlig (Beck, 1971); in Seacté dagegen findet sich eine, wenn auch kleine Menge von Regenwürmern, die sich, wie Laborversuche zeigten, von

Streu ernähren. Auch findet man immerhin in den obersten 30 cm der Lehmschicht einige ihrer Gänge. Natürlich spielen die Regenwürmer in Seacté keineswegs die Rolle beim Streuabbau wie in den Mullböden von Wäldern gemäßigter Zonen, trotzdem stellen sie aber die größte Gruppe der Erstzersetzer.

b) Die Bedeutung der Diploboden in Seacté

Wie Beck (1971) zeigte, ernähren sich die Diploboden im Regenwald des Amazonas weitgehend von Pilzen und tragen deshalb kaum zur Zerkleinerung der Streu bei. Die Diploboden in Seacté dagegen sind, wie Laborversuche und Freilandbeobachtungen zeigten, Streufresser und meiden stark verpilzte Nahrung.

Wie in europäischen Böden gibt es auch in Seacté verschiedene kleine Diplobodenarten, die zum Streuabbau beitragen. Im Unterschied zu europäischen Wäldern aber, wird in Seacté 85 % der Diplobodenbiomasse von einer einzigen Art, *Oxobolus n. spec.* gestellt. Dieser große Diplonode ist aus den verschiedensten Gründen ein Sonderfall unter den Erstzersetzern und hat in Seacté einen erheblichen Anteil an der Streuzersetzung und -zerkleinerung:

- Die Biomasse von *Oxobolus* macht 16 % der Biomasse der Erstzersetzer aus, d. h. diese eine Tierart hat nach der Gruppe der Regenwürmer den größten Anteil an der Biomasse der Erstzersetzer.
- *Oxobolus* hat eine Körperlänge von 10 - 15 cm und ein durchschnittliches Gewicht von 15,3 g und ist damit 230mal schwerer als der Durchschnitt der

anderen Erstzersetzer. Trotz dieses hohen Gewichtes liegt der Nahrungsumsatz von Oxobolus nicht, wie zu erwarten, unter dem seiner leichteren Nahrungskonkurrenten, sondern sogar geringfügig darüber, d. h. er frißt im Verhältnis zu seiner Größe sehr viel: Oxobolus setzt 18 % der gesamten, von den Erstzersettern gefressenen Streu um, das sind 2 - 4 % der jährlich anfallenden Streumenge.

- Wie auch die anderen Erstzersetzer ist Oxobolus ein "schlampiger" Fresser, d. h. er frißt Streuteile nicht quantitativ sondern beißt Stücke ab und zerbröseln dabei einen Teil der Nahrung. Da er größere und kräftigere Mandibeln hat als die kleineren Erstzersetzer, fällt auch dieser, auf diese Weise zerkleinerte Anteil stärker ins Gewicht. Aufgrund längerer Laborbeobachtungen wird geschätzt, daß Oxobolus mindestens die gleiche Menge an Streu zerkleinert, wie er frißt, d. h. sein Anteil an Streuzerkleinerung und Streufraß macht dann insgesamt 4 - 8 % der Gesamtstreu aus.
- Im Gegensatz zu den Dinlonoden, die Beck (1971) am Amazonas untersuchte (siehe oben), ist Oxobolus ein typischer Erstzersetzer, der die Streu frißt und zerkleinert, noch bevor die Verpilzung des Blattes überhand nimmt. Diese Vorliebe für wenig oder nicht verpilzte Nahrung wurde im Labor immer wieder festgestellt, und ein weiterer Hinweis darauf könnte sein, daß die Ruheperiode von Oxobolus in die regenreichsten Monate mit hoher Temperatur (Juli bis Oktober) fällt, in denen die Verpilzung der organischen Bodenauf-lage am stärksten ist. Er wird erst aktiv, wenn

ab November Temperatur und Niederschlagsmenge und damit das Pilzwachstum abnehmen und kann dann die ganze Trockenzeit hindurch, wenn viel frisches Laub am Boden liegt und das Pilzwachstum gering ist, am Boden gefunden werden.

- Schaller (1962) weist darauf hin, daß die kompakten Kotpartikel der Bodentiere langsamer von den Reduzenten umgesetzt werden, da sie schwerer zersetzbar sind als lose Bruchstücke, somit also eine gewisse Energiespeicherung stattfindet. Auch der Kot von *Oxobolus* wird in kugeligen Ballen abgegeben und hat somit eventuell einen verzögernden Einfluß auf die sonst sehr rasche Umsetzung des organischen Materials.

Weder den Lumbriciden aber noch *Oxobolus* gelingt es, einen solchen Einfluß auf die Streuzersetzung des Bergregenwaldes von Seacté zu nehmen, daß eine Mullbildung stattfinden könnte. Neben anderen Gründen liegt das auch daran, daß kaum Ton-Humus-Komplexe gebildet werden, wie das in Mullböden gemäßigter Zonen der Fall ist. Die Regenwurmfauna in Seacté reicht dazu bei weitem nicht aus und *Oxobolus* frißt kaum Erde, kann also nicht zur Vermischung organischen und anorganischen Materials beitragen. Er wurde auch nie, wie verwandte Arten in benachbarten Wäldern, beim Graben von Gängen in Lehmböden beobachtet (Kramer, in prep.).

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Bod fauna in Seacté im Gegensatz zu tropischen Tieflandwäldern durchaus einen Einfluß auf den Streuabbau hat.

Es passieren 10 - 21 % der Gesamtstreu den Darm der Erstzersetzer und werden dadurch für eine weitere Umsetzung durch Folgezersetzer und Mikroorganismen vorbereitet.

Es kann als sicher angenommen werden, daß noch einmal 10 - 20 % der Streu durch die Erstzersetzer zerkleinert wird, wenn sie ihre Nahrung abbeißen und dabei zerbröseln. Auch diese Streumenge kann leichter von den Folgezsetzern aufgenommen werden.

Circa 60 % der jährlich anfallenden Streu aber werden nicht von Erstzersetzern gefressen, sondern durch Pilze, Bakterien etc. zersetzt und abgebaut und gelangen als Rohhumus in die Humusschicht. Wie auch in tropischen Tieflandwäldern findet keine oder kaum eine Vermischung von organischem und anorganischem Material und auch keine Mullbildung statt.

5 ZUSAMMENFASSUNG

In einem primären Bergregenwald im NO Guatemalas wurde von Januar 1975 bis April 1976 die Meso- und Makrofauna der Streu- und Bodenschichten quantitativ untersucht.

Es wurden folgende Methoden angewandt:

1) Auslese der Mesofauna

Die meisten Tiergruppen der Mesofauna wurden mit Hilfe der Tullgrenmethode ausgelesen.

Für die Enchytraeiden und die kleinen Schnecken wurden die Proben ausgewaschen bzw. die Enchytraeiden durch partielle Wässerung der Proben ausgetrieben.

Alle Proben zur Auslese der Mesofauna wurden getrennt nach folgenden Bodenschichten genommen: Ganzlaub-, Halblaub-, Humus- und Lehmschicht.

2) Auslese der Makrofauna

Die meisten Tiere der Makrofauna wurden durch monatliche Probennahmen und Handauslese von insgesamt 114 m² Bodenfläche erfaßt. Da es bei diesen größeren Bodentieren möglich ist, daß sie die Bodenschichten im Tagesverlauf verlassen, d. h. daß sie sich nicht 24 Stunden darin aufhalten, wurden die monatlichen Proben immer zu sechs verschiedenen Tageszeiten genommen (4.00, 8.00, 12.00, 16.00, 20.00 und 0.00 Uhr).

Zur Handauslese der Lumbriciden wurde auch die Lehmschicht bis zu einer Tiefe von 30 cm erfaßt.

Zur Bestimmung der größten Bodentiere (den großen Schnecken und Diplonoden) wurden 8 Areale des Primär-

waldes zu je 50 m^2 , die vorher abgebrannt worden waren, verlesen.

Im Ergebnisteil werden zuerst die einzelnen Tiergruppen der Bodenfauna besprochen (3.2.1 bis 3.2.18), anschließend eine Einteilung der Tiere in Nahrungsgruppen vorgenommen und ihr Anteil an der Streuumsatzung abgeschätzt (3.3).

I) Die einzelnen Tiergruppen der Bodenfauna von Seacté

Es werden 14 Tiergruppen der Bodenfauna, ihre Biomasse, ihre Populationsdichte im Jahresverlauf und die Korrelationen dieser Dichtewerte mit den Umweltfaktoren (Laubschichtdicke, Lufttemperatur und Niederschlagsmenge) besprochen.

Die Biomasse aller untersuchten Bodentiere betrug im Jahresmittel $12,8 \text{ g/m}^2$, ihre Anzahl $43\ 096 \text{ Ind/m}^2$.

Die Tiergruppen mit dem höchsten Biomasseanteil sind:

die Lumbriciden	mit $6,0 \text{ g/m}^2$	(= 46 % der Gesamtbiomasse),
die Enchytraeiden	mit $1,9 \text{ g/m}^2$	(= 14 % der Gesamtbiomasse),
die Diplopoden	mit $1,6 \text{ g/m}^2$	(= 13 % der Gesamtbiomasse).

Diese drei Tiergruppen stellen zusammen 73 % der Biomasse der untersuchten Bodenfauna.

Durch die nach Bodenschichten getrennte Auslese der Mesofauna war es möglich zu zeigen, daß einzelne Tiergruppen in den verschiedenen Bodenschichten unterschiedliches Verhalten gegenüber den Umweltfaktoren zeigen und daß jahreszeitliche Populationsdichteveränderungen innerhalb und zwischen einzelnen Bodenschichten stattfinden können, die nicht unbedingt in einer Veränderung der Gesamtpopulationsdichte zum Ausdruck kommen.

Durch Populationsdichtevergleiche der einzelnen Tiergruppen der Makrofauna zwischen den Tages- und Nachtstunden konnte gezeigt werden, daß einige Gruppen der Makrofauna (Diplopoda, Blattodea usw.) die Bodenschichten zu bestimmten Tageszeiten zum Teil verlassen und daß auch sehr kleine Tiere, wie z. B. Ricinuli, tägliche Vertikalwanderungen innerhalb der Bodenschichten durchführen.

II) Der Anteil der Bodenfauna an der Streuzersetzung

Um den Anteil der Bodenfauna an der Streuzersetzung abschätzen zu können, wurde

1. der Nahrungsverbrauch der einzelnen Tiergruppen bestimmt und
2. eine Einteilung der Tiere in 3 Nahrungsgruppen vorgenommen.

Zu 1.: Bestimmung des Nahrungsverbrauches der einzelnen Tiergruppen

Die Berechnung des Nahrungsverbrauches beruht auf der Bestimmung der Biomasse (die ja für jede Tiergruppe durchgeführt wurde) und des Sauerstoffverbrauches, der in einem bestimmten, für jede Tiergruppe typischen Verhältnis zum Nahrungsverbrauch steht. Untersuchungen

darüber und über die Assimilationsraten (siehe 2.6.2) liegen für alle Gruppen der Bodentiere vor; sie wurden der Literatur entnommen.

Ta 1.: Einteilung der Tiere in Nahrungsgruppen

Die Tiere wurden eingeteilt in:

Erstzersetzer: Das sind alle Tiere, die sich von Streu ernähren.
Dazu wurden gerechnet, die Lumbriciden, alle humiphagen Tiere der Handauslese, die großen Schnecken und Diploboden; insgesamt also alle humiphagen Tiere der Makrofauna.

Folgezersetzer: Das sind alle Tiere, die sich vom Kot der Erstzersetzer oder von bereits weitgehend zersetzter Streu ernähren. Dazu wurden gerechnet, die Enchytraeiden, alle humiphagen Tiere der Tullgrenfauna und die kleinen Schnecken; insgesamt also alle Tiere der Mesofauna.

Zoophage: Das sind alle Tiere, die sich räuberisch ernähren oder Aas fressen.
Darunter fallen Arachnida, Chilopoda, Japygidae, zoophage Insektenlarven und zoophage Käfer, d. h. alle zoophagen Tiere der Meso- und Makrofauna.

Die Einteilung der einzelnen Tiergruppen in dieses Schema wurde teils aufgrund von Fütterungsversuchen

im Labor, teils aufgrund von Hinweisen aus der Literatur vorgenommen. Auf die grundsätzliche Problematik dieser notwendigen Einteilung wird eingegangen.

Die Erstzersetzer

Die Biomasse aller Erstzersetzer beträgt im Jahresmittel $8,5 \text{ g/m}^2$, das sind 67 % der Gesamtbiomasse der untersuchten Bodenfauna.

Die wichtigsten Tiergruppen unter den Erstzersetzer sind die Lumbriciden und die Diplopoden.

Die Lumbriciden stellen mit $5,96 \text{ g/m}^2$ 69 % der Biomasse der Erstzersetzer und fressen ca. 6 - 12 % der jährlich anfallenden Streu.

Die streufressenden Diplopoden machen mit einer Biomasse von $1,53 \text{ g/m}^2$ 18 % der Biomasse der Erstzersetzer aus.

Davon entfallen $1,38 \text{ g/m}^2$, das sind 90 %, auf eine einzige Art, *Oxobolus n. spec.*, der hier erstmals besprochen wird. *Oxobolus* frisst 18 % der von den Erstzetzern verzehrten Streu, das sind 2 - 4 % der gesamten jährlich anfallenden Streu.

Der Nahrungsverbrauch aller Erstzersetzer liegt bei $510 - 1\,020 \text{ kcal/m}^2$ und Jahr, das entspricht 10,5 - 21 % der jährlich anfallenden Streumenge.

Aufgrund von Beobachtungen im Labor und im Freiland wurde geschätzt, daß die Erstzersetzer zusätzlich noch einmal die gleiche Menge an Streu, die sie fressen, beim Abbeißen der Nahrung zerkleinern, so daß maximal 40 % der anfallenden Streu von den Erstzetzern entweder durch Fraß oder Biß zerkleinert werden und so für die kleineren Folgezersetzer und Mikroorganismen zur weiteren Umsetzung zur Verfügung stehen.

Die Folgezersetzer

Die Biomasse der Folgezersetzer beträgt im Jahresmit-

tel $3,3 \text{ g/m}^2$, das sind 25 % der Gesamtbiomasse der untersuchten Bodenfauna.

Die Gruppe mit dem höchsten Biomasseanteil sind die Enchytraeiden; mit $1,85 \text{ g/m}^2$ stellen sie 56 % der Biomasse der Folgezersetzer.

Der Nahrungsverbrauch aller Folgezersetzer liegt bei $640 - 1\,280 \text{ kcal/m}^2$ und Jahr.

Trotz ihrer geringen Biomasse liegt der Nahrungsverbrauch der Mesofauna etwas über der von den Erstzersetzen verbrauchten Energiemenge, da die Umsatzrate dieser kleinen Tiere viel höher ist.

An dem höheren Nahrungsverbrauch der Folgezersetzer zeigt sich auch, daß der Kot der Erstzersetzer nicht ihre einzige Nahrungsquelle ist. Bei einigen Gruppen der Oribatiden und Collembolen kann man annehmen, daß sie auch frische Streu bzw. die von den Erstzersetzen zerkrümelten Streuteile fressen; außerdem ist anzunehmen, daß ein Teil der Folgezersetzer sich auch von Pilzen ernährt.

Die Zoophagen

Die Biomasse der Zoophagen beträgt im Jahresmittel 1 g/m^2 , das sind 8 % der Gesamtbiomasse der untersuchten Bodenfauna.

Die Gruppe mit dem höchsten Biomasseanteil sind die Chilopoden mit 331 mg/m^2 , das sind 33 % der Biomasse der Zoophagen.

Der Nahrungsverbrauch aller Zoophagen liegt bei $175 - 350 \text{ kcal/m}^2$ und Jahr.

Die Biomassen der verschiedenen Trophieebenen betragen (alle Angaben in Frischgewicht):

- 1 966 g/m² Streu am Boden,
- 12 g/m² humiphage Bodentiere (= Erst- und Folgezerersetzer), das sind 0,4 % des Streugewichtes,
- 1 g/m² zoophage Bodentiere, das sind 8,4 % der Humiphagen.

Dabei muß berücksichtigt werden, daß von der Streu noch viele andere Organismen (Pilze, Bakterien, Protozoen etc.) leben, daß die Humiphagen noch anderen Tieren zur Nahrung dienen (Vögeln, Reptilien, Kleinsäugetern etc.) und daß den Zoophagen noch andere Nahrungsquellen (ein Teil der Zoophagen selbst, Mikroorganismen, Fliegen etc.) zur Verfügung stehen.

Der Bergregenwald von Seacté nimmt sowohl geographisch als auch klimatisch und botanisch eine Mittelstellung zwischen tropischen Tieflandwäldern und subtropischen Wäldern bzw. tropischen Bergwäldern ein und, wie in Teil I der Dissertation gezeigt werden konnte, liegt auch die Zerfallszeit der Streu in Seacté zwischen den Werten tropischer Tieflandwälder und dem eines tropischen Bergwaldes.

Diese Mittelstellung des Waldes von Seacté kommt auch in der Zusammensetzung der Bodenfauna und ihrer Bedeutung für den Streuabbau zum Ausdruck:

In tropischen Tieflandwäldern ist der Anteil der Bodenfauna an der Streuzersetzung unbedeutend; das Pilzwachstum in der Streu geht dort so rasch vor sich, daß eine Nahrungskonkurrenz zwischen Pilzen und Bodentieren eintritt und sonst streufressende Bodentiergruppen zu Pilznahrung übergehen (Beck, 1971); die Humus-

form, die dabei entsteht, ist Rohhumus.

In Wäldern gemäßigter Breiten passiert im Idealfall die ganze anfallende Streu den Darm der Bodentiere, vor allem der Regenwürmer und wird in Humus (Mull) umgewandelt.

Im Bergregenwald von Seacté bleibt zwar die Humusbildung insgesamt, wie auch in tropischen Tieflandwäldern, auf der Rohhumusstufe stehen, es werden aber immerhin 10 - 20 % der anfallenden Streu von den Erstzersetzern gefressen und noch einmal ca. 10 - 20 % der Streu von den Erstzersetzern beim Abbeißen der Nahrung zerkleinert. Die restlichen 60 % der Streu werden teils von Pilzen und Mikroorganismen direkt abgebaut, teils gelangen die Partikel als Rohhumus in die Humusschicht.

5 SUMMARY

In a primary montane rain-forest of north-eastern Guatemala, the meso- and macroinvertebrate fauna has been studied quantitatively from January 1975 to April 1976.

The following methods were employed:

1) Sampling of the mesofauna

Most animals of the mesofauna were extracted in Tullgren funnels.

Enchytraeids and small snails were washed out of the soil samples and in addition to that Enchytraeids were extracted by partial watering of the samples.

All samples for the selection of the mesofauna were taken separately from the following layers of the forest ground: the uppermost layer still containing entire leaves, the following one with leaf fragments, the humus and the clay layer.

2) Sampling of the macrofauna

Most species of the macroinvertebrate fauna were obtained by sampling litter and humus of the forest ground every month and selecting the animals by hand. A total of 114 m² of forest ground was checked in this way. Since it is possible that these animals leave the forest ground during a certain part of the day, meaning that they do not remain there for the entire 24 hours, the monthly samples were always taken at six different times (4.00, 8.00, 12.00, 16.00, 20.00 and 0.00).

To obtain the quantity of lumbricids the clay layer was sampled down to 30 cm depth and the lumbricids separated by hand.

To obtain the density of the largest soil animals (large snails and dielonods), eight plots of primary forest, each measuring 50 m^2 , which had been cut down and burnt shortly before, were sampled for dead animals.

In the second part of this paper, results of the different groups of animals (3.2.1 to 3.2.18) and a classification according to the types of alimentation as well as an estimation of their part in the decomposition of litter (3.3) are given.

1) Groups of soil animals at Seacté

Fourteen groups of soil animals are discussed for their biomass, population density and its variations in the course of the year and the correlations of these with environmental factors (thickness of leaf-litter layer, aerial temperature and precipitation).

Calculated on the average over the year, the biomass of all soil animals investigated was 12.8 g m^{-2} and their number was $43\ 096 \text{ m}^{-2}$.

The groups with the highest percentage of biomass were:

Lumbricids	6.0 g m^{-2}	(46 %)
Enchytraeids	1.9 g m^{-2}	(14 %)
Dielonods	1.6 g m^{-2}	(13 %)

These three groups of animals supply 73 % of the biomass of the studied pedofauna.

Separate selection of the mesofauna from the different ground layers made it possible to demonstrate:

- that the reaction of certain groups of animals to environmental factors is different in the different ground layers

and

- that groups of animals which do not show variations of their total population density over the year, may show distinct variations of density within one layer or inbetween two of the layers in the course of the year.

By comparing the densities of animals of the macro-fauna at different times of the day, it was possible to show that some of them (Diplopoda, Blattodea etc) leave the soil during certain hours. It could also be shown that even very small animals, e. g. Ricinuli, make daily vertical migrations within the soil layers.

II) The participation of the pedofauna in litter decomposition

In order to be able to estimate the participation of the pedofauna in litter decomposition

1. food consumption was determined in the different groups of animals,
2. the animals were divided into three nutritional categories.

To point 1.: Determination of food consumption
in the different groups of animals

Food consumption can be calculated from the biomass (determined for each animal group at Seacté) and the consumption of oxygen. Ratio between food and oxygen consumption are characteristic for each group of animals and oxygen consumption and assimilation rates (see 2.6.2) for all groups of soil animals are known from the literature and were obtained from there.

To point 2.: Division of the animals into nutritional
categories

The animals were classified in the following way:

Primary decomposers: all animals which feed on litter, consisting of lumbricids, all humiphagous animals sampled by hand, big snails and diolopods, i. e. all humiphagous animals of the macrofauna.

Secondary decomposers: all animals which feed on excrements of the primary decomposers or on litter which is already decomposed to a great extent, consisting of enchytraeids, all humiphagous animals extracted in the Tullgren funnel and small snails, i. e. all animals of the mesofauna.

Zoophages: all animals which feed on prey or carcasses consisting of Arachnida, Chilonoda, Janygidae, zoonhageous insect larvae and beetles, i. e. all zoonhageous animals of the meso- and macrofauna.

The different animal groups were classified into these categories, partly according to feeding experiments in the laboratory, partly according to literature. The problems arising out of this classification are discussed.

Primary decomposers

The annual average of the biomass of all primary decomposers is 8.5 g m^{-2} , i. e. 67 % of the total biomass of the pedofauna investigated. The most important group among them are the lumbricids and diplopods.

Lumbricids with 5.96 g m^{-2} represent 69 % of the biomass of the primary decomposers and consume about 6 - 12 % of the annual litter production.

Litter feeding diplopods, with a biomass of 1.53 g m^{-2} , represent 18 % of the biomass of the primary decomposers. Of this, 1.38 g m^{-2} , i. e. 90 % fall on a single species, Oxobolus n. spec., which is mentioned here for the first time. Oxobolus consumes 18 % of the litter eaten by the primary decomposers i. e. 2 - 4 % of the total annual litter production.

Food consumption of all primary decomposers is about $510 - 1020 \text{ kcal m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ which corresponds to 10.5 - 21 % of the annual litter production.

Observations in the laboratory and in the field suggest that the primary decomposers - additionally to what they consume - break up about the same quantity of litter into fragments. So maximally about 40 % of the litter production is fragmented either by consumption or by mechanical breaking up by the primary decomposers and made accessible to the smaller secondary decomposers and microorganisms.

Secondary decomposers

The annual average of the biomass of the secondary decomposers is 3.3 g m^{-2} i. e. 25 % of the total biomass of the studied pedofauna.

The group with the highest percentage of biomass are the enchytraeids with 1.85 g m^{-2} . They represent 56 % of the biomass of the secondary decomposers.

The food consumption of all secondary decomposers is between 640 and $1\ 280 \text{ kcal m}^{-2} \text{ y}^{-1}$.

Despite their small biomass, food consumption of the mesofauna is somewhat greater than that of the primary decomposers because the turn-over rate of these small animals is much higher.

The higher food consumption of the secondary decomposers shows, that they cannot live only from the excrements of the primary decomposers. One can guess that some groups of Oribatids and Collembola feed also on fresh litter or on the fragments broken up by the primary decomposers. Besides one can presume that some secondary decomposers also feed on mushrooms.

Zoophages

The annual average of the biomass of the zoophages is 1 g m^{-2} i. e. 8 % of the total biomass of the studied pedofauna.

The group with the highest percentage of biomass are the Chironoda with 331 mg m^{-2} i. e. 33 % of the biomass of the zoophages.

Food consumption of all zoophages is between 175 and $350 \text{ kcal m}^{-2} \text{ y}^{-1}$.

Biomasses of the different trophic levels, given in fresh weight, are:

$1\ 966 \text{ g m}^{-2}$	litter on the forest floor,
12 g m^{-2}	humiphageous soil animals (primary and secondary decomposers) i. e. 0.4 % of the litter weight,
1 g m^{-2}	zoophageous soil animals i. e. 8.4 % of the humiphageous ones.

Of course it must be taken in consideration that:

- many other organisms like mushrooms, bacteria, protozoans etc. feed on litter too,
- the humiphages also serve as food to other animals like birds and
- zoophages do have other food sources at their disposal, for example a part of the zoophages themselves, microorganisms, flies etc.

The montane rain forest of Seacté is transitional between tropical lowland forest and subtropical forest in several respects: geographically,

meteorologically and botanically. As could be shown in part one of this paper, the rates of litter decomposition fall between those given for tropical lowland forests and those for tropical montane forests. This transitional character of the forest of Seacté also shows itself in the composition of the pedofauna and the importance it has in litter decomposition: In tropical lowland forests, the pedofauna has only an insignificant role in litter decomposition. There the growth of mushrooms in the litter is so rapid that animals are overrun by the concurrent hyphae, and many groups of soil animals which elsewhere feed on litter, have turned to feeding on mushrooms (Beck, 1971).

In forests of higher latitudes the entire litter production passes through the gut of soil animals, especially of earthworms, and is turned into mull.

In the montane forest of Seacté 10 - 20 % of the litter production are eaten by the primary decomposers and again 10 - 20 % of the litter are broken up into fragments by these animals. The remaining 60 % of litter are partially decomposed by mushrooms and microorganisms, partially the particles enter into the humus layer.

6

VERWENDETE LITERATUR

- Allee, W. C.: Distribution of animals in a tropical rain-forest with relation to environmental factors
Ecology, Vol. VIII, NO. 4
445 - 468, 1926
- Anderson, J. M.: Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter
J. Animal Ecology, 44,
475 - 495, Juni 1975
- Balogh, J.: Lebensgemeinschaft der Landtiere
Akademie Verlag, Berlin, 1958
- Beck, L.: Zur Ökologie und Taxionomie der neotropischen Bodentiere I. Zur Oribatidenfauna Perus
Zool. Jb. Syst. Bd. 90
299 - 392, 1963
- Bodenzoologische Gliederung und Charakterisierung des amazonischen Regenwaldes
Amazoniana, III, I, 69 - 132,
Kiel, Sept. 1971
- Bhatti, H. K.: Ecology of soil enchytraeidae of West Pakistan in: Progress in Soil Biology, Eds. Otto Graff und John E. Satchell
North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 1967
- Block, W. and W. B. Banage: Population density and biomass of earthworms in some Uganda soils
Rev. Ecol. Bio. Sol, Band V,
No. 3, 515 - 521, 1968
- Bocock, K. L.: The digestion and assimilation of food by Glomeris in: Soil Organisms, Eds.: J. Doeksen and J. van der Drift
North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 1963

- Brady, J.: Some physical gradients set up in Tullgren Funnels during the extraction of mites from poultry litter
J. Applied Ecology 6, 391 - 402, 1969
- Brauns, A.: Praktische Bodenbiologie
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1968
- Bray, J. R. and E. Gorham: Litter production in the forests of the world
Advances in Ecological Research Ed. Cragg, 101 - 157, 1964
- Cummins, K. W. and J. C. Wuycheck: Caloric equivalents for investigations in ecological energetics
E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhaltung, Stuttgart, 1971
- Dunger, W.: Über die Zersetzung der Laubstreu durch die Boden-Makrofauna im Auenwald
Zool. Jahrb., Abt. für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere, Band 86, Heft 1 + 2, 139 - 180, 1958
- Die Entwicklung der Bodenfauna auf rekultivierten Kippen und Halden des Braunkohlentagebaues
Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz, Band 43, Nr. 2, 1968
- Edwards, C. A.: Macroarthronods in: Biology of Plant Litter Decomposition, Vol. II
Eds.: C. H. Dickinson and G. J. F. Pugh
Academic Press, London and New-York, 1974
- Engel, K.: Über Stoffwechseleffekte des Tryptophans bei Kiechenschaben
Zulassungsarbeit an der Universität München, 1972

- Fittkau, E. J. and H. Klinge:
On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem
Biotronica 5 (1): 2 - 14, 1973
- Geigy, J. R.:
Wissenschaftliche Tabellen
Geigy S. A., Basel, 1969
- Gere, G.:
The examination of the feeding biology and the humificative function of Diplonoda and Isonoda
A. Biol. Acad. Scient. Hung., 257 - 271, Budapest, 1956
- Ernährungsbiologische Untersuchungen an Diplonoden
A. Zool. Acad. Scient. Hung. Band VIII, 25 - 38
Budapest, 1962 a
- Nahrungsverbrauch der Diplonoden und Isonoden in Freilanduntersuchungen
A. Zool. Acad. Scient. Hung., Band VIII, 385 - 415, Budapest, 1962 b
- Goodnight, C. J. and M. L. Goodnight:
Some observations in a tropical rain forest in Chiapas, Mexico
Ecology, Vol. 37, No. 1, January 1956
- Greenslade, P. J. M. and P. Greenslade:
Studies on the fauna of soil, litter and allied habitats in the Solomon Islands
in: Methods of Study in Soil Ecology, Ed. J. Phillipson, UNESCO, 1970
- Gunn, D. L.:
The temperature and humidity relation of the cockroach (*Blatta orientalis*)
J. Exp. Biology, No. 3, 274-285, 1933

- Haarlov, N.: A quantitative comparison of hand-sorting and extraction with a Tullgren funnel
in: Progress in Soil Zoology, Ed.: P. W. Murphy, Butterworths, London 1962
- Halffter, G. y P. Reyes-Castillo: Analisis cuantitativo de la fauna de artrópodos de Laguna Verde
Folia Entomologica Mexicana, Num. 30, mayo 1975
- Harding, D. J. L. and R. A. Stuttart: Microarthronods
in: Biology of Plant Litter Decomposition
Eds.: C. H. Dickinson and G. J. F. Pugh, Vol II, Academic Press, London and New York, 1974
- Healey, I. N.: The study of production and energy flow in populations of soft-bodied microarthronods
in: Methods of Study in Soil Ecology, Ed. J. Phillipson, UNESCO, 1970
- Holdridge, L. R., W. C. Grenke, W. H. Hatheway, T. Liang and J. A. Tosi, jr. Forest environments in tropical life zones. A pilot study.
Oxford, Pergamon Press, 1971
- Hüther, W.: Besiedlungsdichte und Verteilung der Bodenfauna in Abhängigkeit von Regen- und Trockenzeit in El Salvador
Entomologische Zeitschrift, Nr. 16, 177 - 182, 1966
- Huhta, Veikko: Effects of clear-cutting on numbers, biomass and community respiration of soil invertebrates
Ann. Zool. Fennici, 13, 63 - 80, 1976

- Irmeler, U.: Zusammensetzung, Besiedelungs-
dichte und Biomasse der Makro-
fauna des Bodens in der emersen
und submersen Phase zentralama-
zonischer Überschwemmungsländer
Biogeographica, Vol. 7, 77 -
99, Hague 1976
- Jensen, V.: Decomposition of angiosperm tree
leaf litter
in: Biology of Plant Litter
Decomposition, Eds.: C. H.
Dickinson and G. J. F. Pugh,
Vol. I
Academic Press, London and New
York, 1974
- Kästner, A.: Lehrbuch der speziellen Zoologie,
Band I, Wirbellose, Insecta:
B. Spezieller Teil
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart,
1973
- Kittel, A.: Körpergröße, Körperzeiten und
Energiebilanz
II. Der Sauerstoffverbrauch der
Insekten in Abhängigkeit von der
Größe
Zeitschrift f. vergl. Physiolo-
gie, Bd. 28, 533 - 562, 1941
- Knapp, R.: Die Vegetation von Nord- und Mit-
telamerika und den Hawaii-Inseln
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart,
1965
- Kühnelt, W.: Bodenbiologie
Verlag Herold, Wien, 1950
- Kunkel-Westphal I. und P. Kunkel:
Litter fall in a primary forest of
the Alta Verapaz, North-Eastern
Guatemala, with special reference
to leaf shedding of some frequent
tree species.
J. Ecol., im Druck
- Lee, K. E. and T. G. Wood:
Termites and soils
Academic Press, London and New
York, 1971

- Odum, E. P.: Fundamentals of Ecology
W. B. Saunders Company,
Philadelphia, 1971
- Phillipson, J., R. Abel, J. Steel and S. R. J. Woodell:
Earthworm numbers, biomass and
respiratory metabolism in a
beech woodland - Wytham Woods,
Oxford
Oecologia, Vol. 33, 291 -
309, 1978
- Raw, F.: Arthropoda (exent Acari and
Collembola)
in: Soil Biology, Eds.: A.
Burges and F. Raw
Academic Press, London and New
York, 1967
- Reichle, D. E.: Relation of body size to food
intake, oxygen consumption, and
trace element metabolism in
forest floor arthropods
Ecology, Vol. 49, No. 3, 538 -
542, 1968
- Saito, S.: Methods for the study of produc-
tion by macro-arthropods
in: Methods of Study in Soil
Ecology
Ed.: J. Phillipson, UNESCO,
1970
- Studies of the productivity of
soil animals in Pasoh Forest
Reserve, West Malaysia
IV. Growth, respiration and food
consumption of some cockroaches
Jan. J. Ecol. Vol. 26, 37 - 42,
1976
- Satchell, J. E.: Measuring population and energy
flow in earthworms
in: Methods of Study in Soil
Ecology
Ed.: J. Phillipson, UNESCO, Paris,
1970
- Lumbricidae
in: Soil Biology, Eds.: A. Burges
and F. Raw, Academic Press, London
and New York, 1967

- Schaller, F.: Die tropische Bodenfauna und ihre produktionsbiologische Bedeutung
Hochschulberichtsband der technischen Hochschule "Carolo-Wilhelmina", Braunschweig, 1960
- Die Tierwelt der tropischen Böden. Feststellung unbekannter Arten und funktioneller Zusammenhänge in Südamerika
Die Umschau in Wissenschaft und Technik, 61. Jhrq., Heft 4, 97 - 100, 1961
- Die Unterwelt des Tierreiches
Springer Verlag, Berlin, Göttingen und Heidelberg, 1962
- Bodenzoologische Untersuchungen in Südamerika und Afrika
Forschung und Fortschritte, 37. Jahrg., Heft 4 + 5, 1963
- Schuster, R.: Der Anteil der Oribatiden an den Zersetzungs Vorgängen im Boden
Z. Morph. u. Ökol. Tiere, Bd. 45, 1 - 33, 1956
- Siegel, S.: Nonparametric statistics for the behavioral sciences
McGraw-Hill, Kogakusha, Ltd., 1956
- Strickland, A. H.: A survey of the arthropod soil and litter fauna of some forest reserves and cacao estates in Trinidad, British West Indies
J. Animal Ecology, Vol. 14, No. 1, 1 - 11, 1945
- Twinn, D. C.: Nematodes
in: Biology of Plant Litter Decomposition, Vol. II, Eds.: C. H. Dickinson and G. J. F. Pugh
Academic Press, London and New York, 1974

- Usher, M. B.: Aggregation responses of soil arthropods in relation to the soil environment
in: The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes
Eds.: J. M. Anderson and A. Macfadyen
Blachwell Scientific Publications, Oxford, 1976
- Volz, P.: Vorarbeiten für ein System der tierischen Bodenlebensgemeinschaften
in: Progress in Soil Biology,
Eds.: O. Graff und J. E. Satchell
North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 1967
- Wallwork, J. A.: Acari
in: Soil Biology
Eds.: A. Burges and F. Raw
Academic Press, London and New York, 1967
- Wieqert, R. G., D. C. Coleman and E. P. Odum: Energetics of the litter-soil subsystem
in: Methods of Study in Soil Ecology
Ed.: J. Phillipson, UNESCO, Paris, 1970
- Williams, E. C. jr.: An ecological study of the floor fauna of the Panama rain forest
Bull. Chicago Academy of Sciences, Vol. 6, No. 4, 63 - 124, 1941
- Winter, Ch.: Zur Ökologie und Taxionomie der neotrischen Rodentiere
II. Zur Collembolen-Fauna Perus
Zool. Jb. Bd. 90, 393 - 520, 1963
- Zinkler, D.: Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie von Collembolen (Antervgota) und anderen Bodenkleinarthropoden
Zeitsch. verdl. Physiologie, 52, 99 - 144, 1966

Lebenslauf

- 26.10.1942 geboren in Frankfurt am Main
- 1948 - 1952 Volksschule in Traunstein/Obb.
- 1952 - 1954 Realgymnasium in Traunstein/Obb.
- 1954 Umzug nach München
- 1959 Abschluß des Realgymnasiums in München mit der mittleren Reife
- 1960 - 1962 Besuch einer Chemieschule in München und Abschluß als staatlich geprüfte Chemotechnikerin
- 1962 - 1968 Tätigkeit als Chemotechnikerin
- 1969 Begabtenabitur in München und Beginn des Biologiestudiums ebenfalls in München
- 1972 Aufenthalt am Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique Centrale, Lwiro, Bukavu, Republik Zaire, mit Hilfe eines Diplomandenstipendiums des Deutschen Akademischen Austauschdienstes
- 1973 Diplomprüfung in München; Thema der Diplomarbeit:
Nischentrennung beim Grünkopfnektarvogel (*Cyanomitra verticalis*) und dem Bronzenektarvogel (*Nectarinia kilimensis*) (Fam. Nectariniidae, Aves)
- 1973 - 1976 Aufenthalt in Cobán, Alta Verapaz, Guatemala, C. A., als Mitarbeiterin im Forschungsprogramm "Ökologische Untersuchungen in tropischen Wäldern", das von der Stiftung Volkswagenwerk getragen wurde. Während dieser Zeit Untersuchungen in einem Bergregenwald über die Streuumsatzung und die daran beteiligten Tiergruppen
- 1977 Beginn der Ausarbeitung der vorliegenden Arbeit in München

